22500558205

Med
K6320

E. J. Stirling
Coll.

VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE WIRBELLOSER TIERE

VON

PROF. DR. H. JORDAN

ERSTER BAND

DIE ERNÄHRUNG

NAHRUNG, NAHRUNGSERWERB, NAHRUNGSAUFNAHME, VERDAUUNG UND ASSIMILATION

MIT 277 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1913

UNIVERSITY
COLLEGE
LONDON

WELLCOME INSTITUTE
LIBRARY
Coll. WellMCmec
Coll.
No.

Herrn Professor Dr. Friedrich Blochmann

in dankbarer Verehrung gewidmet

vom Verfasser

Digitized by the Internet Archive
in 2016

34603

https://archive.org/details/b28125587

Vorwort.

Den Plan zu vorliegendem Buche faßte ich während meiner Studienjahre, als ich den botanischen Unterricht von Julius v. Sachs genoß. Unter dem Einfluß des physiologischen Teiles dieses Unterrichtes wurde in mir der Wunsch wach, meine Arbeit dem physiologischen Teile der Zoologie zu widmen, dessen reicher Stoff noch nicht im Lehrplane unserer Universitäten vertreten ist. Nachdem ich mich dergestalt durch Studium, Forschung und Lehrtätigkeit auf die Aufgabe vorbereitet hatte, nahm ich die Arbeit an dem vorliegenden Bande im Oktober 1905 in Angriff.

Abgrenzung des Gebietes. Die Art des Stoffes zwang mich — wie ich sogleich zeige — zu einer ausführlicheren Darstellung. Sollte die Aufgabe für einen einzelnen Bearbeiter nicht alles Maß übersteigen, so mußten die Grenzen des Gebietes enger gezogen werden, als der Begriff „vergleichende Physiologie" dies an sich zu tun erfordert. Ich beschränkte mich einmal auf die wirbellosen Tiere: Eine vergleichende Physiologie der Wirbeltiere, unter Weglassung des großen Gebietes der sogenannten menschlichen Physiologie, dürfte doch kaum je ein abgerundetes Ganzes werden können.

In gleicher Weise wurde von einer Bearbeitung der Physiologie der Fortpflanzung und Entwicklung abgesehen: Wird doch dieser Abschnitt — heute ein Fach für sich — in besonderen Büchern behandelt.

Es ist die Aufgabe dieses Buches, die Erscheinungen, deren Summe das individuelle Leben der Wirbellosen ausmacht, in größtmöglicher Einheitlichkeit vorzutragen: Es soll die Physiologie recht eigentlich von ihrer „biologischen" Seite (im Wortsinne v. Uexkülls) dargestellt werden. So ruht denn das Schwergewicht der Bearbeitung auf folgenden Abschnitten: Ernährung, Blut, Atmung, Stoffwechsel, Exkretion, Bewegung, Nervensystem, Sinnesorgane, „Psychologie". Unter diese Teile werden die kleineren Kapitel (wie z. B. tierische Waffen etc.) nach Möglichkeit untergeordnet.

Daß innerhalb derjenigen Abschnitte, die dies erfordern, die Lebensweise der Tiere weitgehend berücksichtigt wurde, ergibt sich aus obigem von selbst. Die Lebensweise ist ein wichtiger Teil der Lebenserscheinungen. Immerhin mußte ich mir bei ihrer Bearbeitung einige Beschränkung auferlegen.

Die vergleichend anatomischen (zoologischen) Lehrbücher geben in der Regel dem Physiologen nicht dasjenige anatomische Material an die Hand, dessen er zum Verständnis der Lebenserscheinungen bedarf; schon

weil die Gesichtspunkte der vergleichenden Anatomie andere sind, als diejenigen der vergleichenden Physiologie. Daher mußten die anatomischen Verhältnisse der behandelten Organe gründliche Bearbeitung erfahren. Es mußte dies um so mehr geschehen, als in letzter Linie die Form und die an ihr sich abspielende Funktion in viel höherem Maße, eine Einheit bildend, zusammenhängen, als die Trennung beider zu gesonderten Lehrfächern glauben machen könnte. Es gilt dies zumal für die physiologisch-anatomischen Verhältnisse, deren Kenntnis wesentlich zum Verständnis der Lebensvorgänge beiträgt. Das wird am deutlichsten, wenn man die Beschreibung dieser Lebensvorgänge vergleicht mit der Darstellung der Funktion einer Maschine: auch hierbei pflegt man ja Form und Leistung nicht voneinander zu trennen. Viele Einzelheiten solcher anatomischer Beschreibung wurden daher in diesem Buche als Bestandteile des Hauptlehrstoffes betrachtet, und unmittelbar der Originalliteratur entnommen. Auf die Art der Verarbeitung von Anatomie und Physiologie miteinander kommen wir noch zu sprechen.

Ich habe nun darzulegen, wie weitgehend der Stoff in diesem Buche erschöpft worden ist.

Eine verhältnismäßig junge Wissenschaft, wie die vergleichende Physiologie, schließt die kurze, apodiktische Vortragsform des „Lehrbuches", im alten Sinne des Wortes, aus. Unsere Wissenschaft kennt im Ganzen wenige, durchaus feststehende Tatsachen; viele Lehrsätze sind umstritten: Die Meinungen müssen an der Hand der Ausführungen ihrer Verfechter, mitsamt der Argumente dargestellt werden.

Von einem fertigen Gebäude ist es leicht, einen Grundriß zu entwerfen. Hier aber haben wir ein unfertiges Bauwerk: Die große Linienführung, hier und da durch einen Stein angedeutet, vermögen wir noch nicht hinreichend zu überblicken. Oftmals können wir noch nicht sagen: dieser Stein wird ein Eckstein werden, jener wird hingegen die architektonische Linie wenig beeinflussen. Wollen wir also etwas Ganzes geben, so müssen wir jeden Baustein, der es nur einigermaßen wert zu sein scheint, zur Darstellung bringen. Jede irgendwie erhältliche Publikation auf unserem Gebiete mußte gelesen, und das darin enthaltene Material, soweit brauchbar, sorgfältig verarbeitet werden. Kurz, ich habe mich bemüht, so vollständig alles zu bringen, als die zu Gebote stehenden bibliographischen und bibliothekarischen Hilfsmittel mir das erlaubten. Ich bin mir bewußt, daß bei bestem Willen Lücken nicht zu vermeiden waren.

Um einen übermäßigen Umfang des Buches zu vermeiden, wurde vornehmlich die Darstellung gekürzt und manche Einzelheiten und Streitfragen nur mehr in Form einer Fußnote angedeutet (siehe vor allem den Abschnitt Insekten des vorliegenden Bandes).

Bezüglich der Art, den Stoff zu verarbeiten, stellte ich mir folgende Aufgaben: Ein jeweils in sich geschlossenes, einheitliches Bild von jedem Vorgang sollte entworfen werden, soweit seine Erforschung dies zuließ. Hierzu war es auch nötig, die anatomischen Angaben nicht als eine Art Einleitung zu den physiologischen Gruppen zu behandeln. Wie in der Natur jede Erscheinung nur am morphologischen Substrat denkbar ist, so kann im Worte der Vorgang nur im engsten Zusammenhang mit der Form wirklich verstanden werden. Nicht selten zwang die angestrebte Einheitlichkeit dazu, Tatsachen zu wiederholen, die schon in anderem Zusammenhang angeführt worden waren.

In einem ersten Entwurf wurde die Methode der Vergleichung viel weitgehender verwandt, als im vorliegenden Bande. Ich sah aber, daß Knappheit der Darstellung und das Gesamtbild der Vorgänge bei den einzelnen Objekten hierbei litten. So wurden die vergleichenden Hinweise im Texte vermindert. Es wurde aber der Stoff für die einzelnen Tiergruppen, soweit möglich, je in gleicher Weise angeordnet (vgl. die Kapitel, die mit großen lateinischen Buchstaben **A**, **B**, **C** gekennzeichnet sind). Auch in der Art der Darstellung geschah das Mögliche, um dem Leser eine unmittelbare Vergleichung analoger Vorgänge zu erleichtern. Die wichtigeren, einer besonderen Vergleichung in erster Linie werten Erscheinungen aber, wurden im „Schluß" miteinander in jene Beziehung gebracht, die den Einzeltatsachen nach meiner Überzeugung erst den wahren wissenschaftlichen Wert gibt. Den Wunsch in dieser Zusammenfassung ausführlicher zu sein, mußte ich mir, der gebotenen Grenzen des Umfanges wegen versagen. Ich hoffe aber, daß durch Einheitlichkeit, sowie Übersichtlichkeit in der Anordnung und Gliederung des Stoffes, nicht zum mindesten auch durch das Register, der Leser imstande sein wird, weitere Beziehungen dieser Art selbst aufzufinden.

Man hat das Recht, vom Verfasser zu erfahren, für welche Leser und zu was für einen Gebrauch sein Buch bestimmt ist. Es ist zunächst daran gedacht worden, dem Gelehrten das Material und wohl auch einige Anregung zu seiner Forscher- und Lehrtätigkeit an die Hand zu geben. Genaue Zitate, je an entsprechender Stelle wiederholt, sowie häufige Hinzufügung der Seitenzahl, wo die betreffende Angabe sich findet, sollen ihm helfen, seine Kenntnis über das Gebotene hinaus zu vertiefen. Allein andererseits mußte an Leser recht verschiedener Vorbildung gedacht werden. So ist denn in dem Buche wenig Fachwissen vorausgesetzt. Eine Einleitung unterrichtet zumal den Zoologen über die wichtigsten menschlich-physiologischen Voraussetzungen des Buches, und der medizinisch vorgebildete Leser dürfte im Text die notwendigen zoologischen Angaben finden. Kurz, ich hoffe man wird dem Buche bis zu einem gewissen Grade Gemeinverständlichkeit nicht absprechen können. Auch der biologische Unterricht an höheren Lehranstalten wird viel des Gebotenen verwerten können; zumal (mit Bezug auf den vorliegenden Band) aus den Kapiteln Nahrung, Nahrungserwerb und Nahrungsaufnahme.

Die Hilfsbücher allgemeineren Inhaltes, deren ich mich bediente, findet der Leser in der Regel in den Literaturangaben genannt, wenn auch nicht immer unter Nennung aller bibliographischen Einzelheiten. Außerdem wurden einige gebräuchliche Lehrbücher der Zoologie (Lang, Claus-Grobben, Hertwig, Leunis-Ludwig etc.), Physiologie (Bernstein, Verworn, v. Fürth, Hammarsten, Hoppe-Seyler-Thierfelder), Physik und Chemie verwandt. Das große Handbuch der vergleichenden Physiologie, herausgegeben von Winterstein, kam in Form der ersten Lieferungen in meine Hände, als meine erste Niederschrift durchaus fertig war. So konnte ich nur mehr einige Notizen verwenden (sie sind durch Quellenangabe kenntlich gemacht). Hingegen fand ich in Biedermanns Bearbeitung eine Reihe von Textfiguren nach Tafeln anderer Autoren vor, deren Anfertigung in gleicher oder ähnlicher Weise ich dem Herrn Verleger hatte vorschlagen wollen. Es war also zweckmäßig, viele dieser Clichés, die sich nun einmal im Besitze des Herrn Verlegers befanden, unmittelbar in mein Buch aufzunehmen. Die übrigen Figuren wurden aus anderen Lehrbüchern etc. genommen, oder nach

Tafeln anderer Autoren angefertigt; nur wenige Figuren mußten von mir gezeichnet werden, was ja in einem physiologischen Werke kaum wundernehmen kann.

Nun bleibt mir noch die angenehme Pflicht des Dankes: Viele Kollegen unterstützten mich bei der Lösung meiner Aufgabe mit Rat und Tat, viele opferten mir ihre wertvolle Zeit, lasen Teile meiner Entwürfe und Korrekturen, und halfen mir, manchen Fehler zu vermeiden. Ich nenne zuerst Herrn Geheimrat Prof. Dr. N. Zuntz, der zumal die physiologisch-chemische Einleitung einer genauen Durchsicht unterzog. Herr Dr. J. Wilhelmi verbesserte Manuskript und Korrektur des Abschnittes über Turbellarien und stellte mir reiches unveröffentlichtes Material zur Verfügung. Herr stud. rer. nat. Gottwalt Christian Hirsch fertigte mit vielem Geschick Inhaltsverzeichnis und Register an und half mir zugleich bei den Korrekturen.

In ganz besonderer Weise aber hat mich Herr Professor Dr. Fr. Blochmann verpflichtet. Er hat die ganze Korrektur des Bandes von der ersten bis zur letzten Zeile durchgelesen. Durch sein enorm reiches Wissen, zumal auf morphologischen Gebieten, konnte er manche Ungenauigkeit, manche fälschliche Verallgemeinerung, die sich aus der Literatur morphologischen Inhaltes in meine Bearbeitung eingeschlichen hatte, beseitigen. Es ist ein verschwindender Teil meiner Dankespflicht, die ich abtrage, wenn ich dem verehrten Gelehrten dieses Buch zu widmen mir erlaube!

Kein geringer Dank endlich gebührt der Verlagsanstalt von Gustav Fischer: Ihr Entgegenkommen in allen Punkten, ihre Nachsicht, die ich nicht selten durch kompliziertere Änderungen im Satze des Buches gewiß auf eine harte Probe stellte, müssen auch an dieser Stelle dankbare Anerkennung finden.

Tübingen, Herbst 1912.

Hermann Jordan.

Inhaltsübersicht.

Einführung 1

Einleitung 8

A. Die Nahrung 8

Die Chemie der Nahrungsstoffe 11

I. Kohlehydrate 11

A. Hexosen 11

Polysaccharide 12

1. Stärkegruppe 13

2. Cellulosegruppe 14

3. Gummi- und Pflanzenschleimgruppe 15

B. Pentosen 15

II. Fette 15

III. Eiweißartige Substanzen 17

IV. Salze 20

Allgemeines über die Nahrung der Tiere 20

B. Allgemeines über den Darm 23

C. Vorderdarm 23

1. Die Nahrungsaufnahme 23

2. Kropf 25

D. Die eigentlich verdauenden Darmteile (Magen und Mitteldarm) 25

Verdauungsfermente 26

a) Proteasen und analoge Fermente 28

b) Weitere Sekrete des Darmes bei Säugetieren . . 30

c) Fettlösende Fermente 31

d) Fermente, die auf Kohlehydrate wirken 32

E. Sekretion des verdauenden Saftes 34

F. Absorption 35

G. Enddarm und Kot 39

H. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung 41

J. Reservestoffe 42

K. Leber der Wirbeltiere (Säugetiere) 42

Protozoen 45

I. Sarcodinen 45

A. Nahrung 45

B. Nahrungsfang und Aufnahme 47

1. Fang durch lappenartige Plasmafortsätze (Lobopodien) . 47

a) Zirkumfluenz 48

b) Zirkumvallation 48

c) Nahrungsimport 50

d) Invagination 52

e) Anbohren 52

f) Verschmelzen mehrerer Individuen, um Beute aufzunehmen 53

g) Aufnahme von Bakterien durch Amöben 54

2. Fadenförmige Pseudopodien mit Körnchenströmung . . 55

Nahrungswahlvermögen 58

C. Verdauung bei den Sareodinen 61
1. Begriff: Vakuole und die Bildung von Vakuolen . . . 61
2. Der verdauende Vakuolensaft 61
a) Eiweißverdauung 61
Reaktion in der Vakuole 61
Protease 62
b) Verdauung von Kohlehydraten 66
c) Verdauung von Fett 69
3. Ort der Verdauung 69
D. Sekretion des verdauenden Saftes 69
E. Absorption 70
F. Kot und Kotentleerung 70
G. Weiteres Schicksal der Nahrung 71
H. Reservestoffe 72

II. Flagellaten 73
A. Nahrung. 73
B. Nahrungsfang und Aufnahme 74
1. Nahrungsaufnahme an allen Stellen des Körpers . . 74
2. Bestimmter Aufnahmeort, ohne Zellmund 75
3. Zellmund 77
C. Schicksal der Nahrung im Flagellatenkörper 79
D. Kotabgabe 79
E. Zelleinschlüsse (Reserven, Assimilate) 80

III. Infusorien 80
A. Nahrung bei Schlingern 81
B. Fang und Aufnahme der Nahrung bei Schlingern 81
C. Nahrung, Nahrungsfang und Aufnahme bei Strudlern . 84
D. Nahrungsaufnahme bei Suctorien 90
E. Bildung der Nahrungsvakuole 91
F. Weiteres Schicksal der Vakuole 92
G. Vorgänge in der Vakuole 93
1. Vorbereitung zur Verdauung: Aggregation 93
2. Verdauung in der Vakuole 94
3. Der verdauende Saft 95
a) Eiweißlösendes Ferment 95
b) Verdauung von Kohlehydraten 95
c) Fettverdauung 96
H. Sekretion des verdauenden Saftes 96
J. Absorption und Schicksal der Absorpta 97
K. Kot und Kotabgabe. 97
L. Reserven und ihre Bildung 98

Schwämme 99
A. Allgemeine Organisation der Schwämme 101
B. Nahrung der Schwämme 103
C. Nahrungsaufnahme 104
D. Aufnahme der Nahrung in die Schwammzellen 107
E. Schicksal der durch Kragenzellen aufgenommenen Nahrung. 108
F. Weiteres Schicksal der Nahrung 110
G. Kot und Kotabgabe. 110
H. Reservestoffe 110

Cölenteraten 111
A. Nahrung. 112
B. Nahrungsfang und Aufnahme 115
1. Nesselzellen. 115
2. Mundfangarme 118
3. Fangfäden 120
4. Aufnahme von Nahrungspartikeln 122
C. Beziehungen zwischen Bau und Leistungen der Verdauungsorgane: Phagocytose 124

I. Hydrozoen 125
1. Polypen 125
a) Hydra 125
b) Andere Hydroidpolypen 126
2. Saumquallen 130
II. Scyphomedusen, Anthozoen 131
1. Scyphomedusen 132
2. Anthozoen 134
a) Alcyonarier 135
b) Zoantharien (Hexakorallien) 137
D. Fermentative Verdauung 140
1. Wo findet fermentative Verdauung statt? 140
a) Innerhalb des Schlauchinneren (Magen) 140
b) Verdauung innerhalb der Entodermzelle 144
Reaktion in der Verdauungsvakuole 144
2. Wirkung von Extrakten 144
E. Sekretion der Fermente 145
G. Ausstoßen unverdaulicher Reste 146
H. Wiederaufbau der Nahrungsstoffe, ihr weiteres Schicksal, Reserven 147
J. Einfluß von Hunger und Ernährung auf Hydra 148

Würmer 148
I. Plattwürmer (Plathelminthen) 148
1. Strudelwürmer (Turbellaria) 149
A. Nahrung 150
B. Nahrungsfang und Aufnahme. Vorderdarm 152
1. Mikroskopisch kleine Waffen 152
2. Fangbewegungen 153
3. Bau und Funktion des Schlundkopfes 154
4. Speicheldrüsen 156
C. Verdauung 157
1. Acöle Turbellarien 157
2. Turbellarien mit Darmrohr 159
a) Vorverdauung im Darmraum 160
b) Phagocytäre Verdauung 161
D. Absorption und Reservestoffe 163
E. Weiteres Schicksal der Nahrung 163
F. Kot und andere Abfallstoffe 164
G. Hungererscheinungen 164

2. Trematoden (Saugwürmer) 165
A. Haftapparate 165
B. Nahrungsaufnahme (besonders beim Leberregel) 166
1. Wirkung der Saugnäpfe 166
2. Nahrung und Nahrungsaufnahme (Leberegel) 166
a) Nahrung 166
b) Saugakt 167
c) Speicheldrüsen 168
C. Vorgänge im eigentlich verdauenden Darm 168
1. Darmzellen 168
2. Fermente 170

3. Bandwürmer (Cestoden) 170
A. Allgemeines über das Parasitenleben 170
B. Gibt es bei Cestoden fermentative Verdauung? 171
C. Absorption durch die Körperoberfläche 172
D. Reservestoffe 174

II. Höhere Würmer 174
Allgemeines über die Organisation 174

Extrazelluläre Verdauung 174
Enddarm und After 175
Leibeshöhle 175
Darmlose Formen 175

I. Nematoden 176
A. Lebensweise 176
a) Allgemeines 176
b) Art der Nahrung einiger Parasiten 177
c) Schutz gegen proteolytische Fermente des Wirts 178
B. Mund, Vorderarm, Nahrungsaufnahme. 178
1. Mund 178
2. Ösophagus 179
3. Drüsen 182
a) Ösophagusdrüse 182
b) Kopfdrüse 182
4. Nahrungsaufnahme (Ankylostoma) 182
5. Übergang von Ösophagus zu Mitteldarm 184
C. Mitteldarm 184
1. Formen ohne funktionierenden Darm 185
2. Verdauung im Mitteldarm 185
D. Sekretion des Saftes. Bau der Darmzellen 186
E. Absorption 187
F. Mitteldarmmuskulatur, Darmbewegung, Kot 187
G. Enddarm 188
H. Weiteres Schicksal der Nahrung. Reserven. 188
1. Weg der Absorpta 188
2. Reservestoffe 188
3. Lokalisation der Reservestoffe 189
a) Glykogen 189
b) Fett. 189

II. Die Anneliden (Ringelwürmer) 190
1. Oligochäten, besonders Regenwürmer 190
A. Lebensweise 190
a) Erde als Nahrung 190
b) Einziehen von Blättern 190
c) Andere Nahrung 191
d) Leben in Röhren 191
B. Mund, Lippen, Pharynx. Nahrungsaufnahme 191
C. Ösophagus mit seinen Organen 193
Kalkdrüsen (Morrensche Drüsen) 195
Kropf und Muskelmagen 197
D. Mitteldarm und seine Fermente 197
Bau des Mitteldarms 197
Verdauung 198
E. Sekretion des verdauenden Saftes 199
F. Resorptionszellen, Resorption 200
G. Enddarm und Kot 201
H. Schicksal der absorbierten Nahrung 202
Chloragogenzellen 202
J. Reservestoffe 203
a) Fett 203
b) Glykogen 203

2. Polychäten 204
A. Lebensweise und Nahrung 204
1. Sedentaria 204
2. Freilebende Polychäten 240
3. Parasiten 240

B. Pharynx (Rüssel) und Nahrungsaufnahme 205
a) Pharynx 205
b) Nahrungsaufnahme 206
C. Mitteldarm und Verdauung in ihm 207
D. Sekretion des verdauenden Saftes 208
1. Wo wird sezerniert? 208
2. Sekretionszellen 208
E. Absorption 210
1. In welchem Darmteil wird absorbiert? 210
2. Absorptionsvorgang 212
F. Darmbewegung, Darmentleerung, Kot 213
G. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung 214
Chloragogenkörner 216
H. Reservestoffe 216

3. Hirudineen 216
A. Lebensweise, Nahrung 216
B. Nahrungserwerb, Nahrungsaufnahme (Hirudo) 217
1. Haftapparat 217
2. Mund und Kiefer 217
3. Pharynx 218
4. Vorderdarmdrüsen 219
a) Sekret der Halsdrüsen 220
b) Wirkung des Hirudins 220
c) Sekretion des Hirudins 222
C. Mitteldarm und seine Leistungen 222
1. „Magen" hat keine verdauende Funktion 222
2. Darm 224
D. Sekretion 225
E. Absorption 225
F. Kot 225

III. **Anhang zu den Würmern:** 226
1. Tunicaten 226
a) Ascidien 226
A. Nahrungsaufnahme 226
1. Flimmerring 226
2. Endostyl 229
3. Dorsalfalte 229
4. Retropharyngealrinne 230
B. Eigentlicher Darmtrakt 230
C. Sekretion 231
D. Absorption 231
E. Reservestoffe 231
b) Appendiculariden 231
2. Brachiopoden 233
A. Nahrungsaufnahme 233
B. Verdauungsorgane 235
„Leber" 235

Echinodermen 236
I. Seesterne 236
A. Nahrung, Nahrungsfang, Nahrungsaufnahme 236
1. Nahrung 236
2. Nahrungsfang 236
3. Nahrungsaufnahme 239
Außenverdauung 240
B. Übrige Darmgebilde und die Vorgänge in ihnen 242
Fermente 242
1. Proteasen 242
2. Kohlehydrate 243
3. Lipase 243

C. Sekretion des Saftes 243
D. Absorption 244
E. Enddarm mit Anhängen. After, Kot 245
F. Weiteres Schicksal der Nahrung 245
G. Reserven, Hunger. 245

II. Schlangensterne 246
A. Nahrung, Nahrungsaufnahme 246
B. Magenverdauung 246
C. Absorptionszellen 246
D. Defäkation 247
E. Reservestoffe 247

III. Haarsterne (Crinoidea, Pelmatozoa) 247
Nahrung 247
Verdauung 247

IV. Seeigel (Echinoidea) 247
A. Nahrung und ihr Erwerb 248
1. Pflanzenfresser 248
2. Fleischfresser 248
a) Staeheln 249
b) Saugfüße 249
c) Pedicellarien 249
3. bohrende Arten 249
B. Nahrungsaufnahme 250
Kauapparat der regulären Seeigel 250
C. Darm und seine Leistungen 253
Verdauung 254
1. Eiweißverdauung 254
2. Kohlehydratverdauung 254
3. Fettverdauung 255
D. Sekretion des Saftes 255
E. Absorption 255
F. Kot und Kotabgabe. 256
G. Weiteres Schicksal der Nahrung, Reservestoffe 256

V. Holothurien 257
A. Nahrung, Nahrungserwerb und Aufnahme 257
1. Tentakeln der Aspidochiroten 257
2. Tentakeln der Dendrochiroten 258
B. Darm und seine Leistungen 258
1. Übersicht über den Bau der Ernährungsorgane 258
2. Allgemeines über den Bau der Darmwand 260
3. Verdauung 260
C. Sekretion des verdauenden Saftes 261
D. Absorption 263
E. Enddarm und Kot 265
F. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung, Reserven 265

Mollusken 266
I. Gastropoden (Schnecken) 266
A. Nahrung und Nahrungserwerb 266
1. Fleischfresser 266
2. Pflanzenfresser 267
3. Parasiten 268
B. Nahrungsaufnahme 269
1. Leistung der Sinne bei Auffindung und Aufnahme 269
a) Fernwirkung der Nahrung. Ihre Auffindung 269
b) Nahrungswahl 270
2. Nahrungserwerb, Aufnahme, Organe: Pflanzenfresser . . 272

a) Mund und Kiefer 272
b) Zunge 272
c) Freßakt 274
α) Pulmonaten 274
β) Herbivore Prosobranchier 274
d) Speicheldrüsen der herbivoren Schnecken 275
α) Anatomie der Speicheldrüse von Helix 275
β) Sekret dieser Drüse 276
αα) Mucin 277
ββ) Fermente 277
γγ) Sekretion des Speichels 278
3. Nahrungserwerb, Aufnahme, Organe: Fleischfresser 279
a) Bau des Rüssels bei Vorderkiemern 280
b) Beutefang der Testacelliden 283
c) Vorderdarmdrüsen der Carnivoren 283
d) Physiologische Funktion der Speicheldrüsen bei einigen Carnivoren 285
α) Speicheldrüsen mit Verdauungsfermenten 285
β) Speichel mit freier Säure 285
Natur der Säure 286
Funktionelle Bedeutung der Säure 287
e) Sekretion des Säurespeichels 291
α) Prosobranchier 291
β) Opisthobranchier 292
γ) Histologie der Sekretion 292
δ) Physiologie der Sekretion 292
f) Chemische Vorgänge bei Säuresekretion 293
g) Ösophagusdrüsen 294
h) Andere Drüsen 294
C. Ösophagus und Kropf; verdauender Saft 295
Der verdauende Saft 296
Allgemeines über den Saft 296
a) Helix pomatia 296
b) Opisthobranchier 297
Wirkung des Darmsaftes 298
1. Stärke- und Rohrzuckerferment 298
2. Cytase 299
3. Weitere Kohlehydratfermente 299
4. Lipase 300
5. Eiweißverdauung 300
a) Pulmonatensaft ohne Protease 301
b) Prosobranchier 303
c) Andere Schnecken 303
d) Herbivore Pulmonaten: Eiweisverdauung . . 304
D. Allgemeines über die Mitteldarmdrüse 305
E. Sekretion des verdauenden Saftes 306
a) Pulmonaten 306
b) Aplysia 309
F. Mitteldarmdrüse als Resorptionsorgan. Physiologische Anatomie von Magen (Cökum bei Aplysia) und Mitteldarmdrüse 310
1. Eintritt der Nahrung in die Mitteldarmdrüse 310
a) Helix pomatia 310
b) Aplysia 314
2. Resorption in der Mitteldarmdrüse 314
a) Helix 314
α) Absorptionszellen 314
β) Nachweis der Absorption 315
b) Opisthobranchier 316
G. Phagozytäre Aufnahme und Verdauung in Mitteldarmdrüsen 317

H. Dünndarm, Enddarm, Kot 318
a) Dünndarm 318
b) Enddarm 318
c) Analdrüsen 319
d) Physiologische Bedeutung des Darmes 319
e) Kot 320
J. Schicksal der absorbierten Nahrung. Mitteldarmdrüse als ernährendes Organ. Reservestoffe 321
1. Nahrung, die nicht unmittelbar gespeichert wird 321
2. Wiederaufbau der absorbierten Nahrung. Reservestoffe . . 321
a) Glykogen und andere Kohlehydrate 322
α) Helix 322
β) Aplysia 324
b) Fett 324
c) Eiweiß 325
d) Kalk der Kalkzellen 325
K. Verwendung der aufgenommenen Stoffe (Hunger) 327
L. Weitere Funktionen der Leydigschen Zellen 328
M. Chemische Zusammensetzung der Mitteldarmdrüse . . . 328
1. Mineralbestandteile 328
2. Eiweißkörper und deren Derivate 329
N. Pigmente der Mitteldarmdrüse der Gastropoden 329

II. Lamellibranchier 330
A. Nahrung und Nahrungserwerb, Lebensweise 330
B. Nahrungsaufnahme 332
1. Organe der Nahrungszufuhr 332
2. Mantelraumströme 333
Mundlappen 335
3. Holzbohren 337
C. Ösophagus, Magen und dessen Anhangsgebilde 337
a) Übersicht über diese Teile des Verdauungsapparates 337
b) Ösophagus 338
c) Magen mit seinen Anhangsbildungen 338
1. Dreizackiger Pfeil und Krystallstiel 338
α) Allgemeines 338
β) Absonderung 340
γ) Chemie und Funktion 341
δ) Rolle bei Verdauung 342
2. Andere Fermente im Magen und Darm 342
D. Mitteldarmdrüse 343
Bau der Drüse; Phagocytose 343
Gibt es dort Sekretionszellen? 344
E. Weiteres Schicksal der nicht ausnützbaren Bestandteile der Nahrung. Mittel- und Enddarm. Kot 345
Mittel- und Enddarm 345
Kot 346
F. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung. Reservestoffe. Chemie der Mitteldarmdrüse 347
Anhang: Die grünen Austern von Marenne 348

III. Cephalopoden 349
A. Nahrung, Lebensweise 350
B. Nahrungsfang 351
C. Nahrungsaufnahme und ihre Organe 352
1. Lippen, Kiefer, Pharynx 352
2. Speicheldrüsen 355
A. Physiologie der hinteren Speicheldrüse 357
a) Natur des Sekretes 357
b) Sekretion des Speichels der hinteren Drüsen . . . 357

α) Bau der Drüse 357
β) Sekretionshistologie 358
γ) Physiologie der Sekretion 358
c) Bedeutung des Sekrets 359
α) Speichel als Gift 360
β) Fermente des Speichels 361
B. Die Leistungen der vorderen Speicheldrüsen 362
D. Ösophagus 362
E. Allgemeines über die Mitteldarmgebilde: Magen, Spiralcökum, Leber, Pankreas, Mitteldarm 363
F. Bau und Bewegung des Magens 364
G. Verdauung im Magen. Verdauender Saft 365
Habitus des Saftes 365
Fermente 366
1. Protease 366
2. Weitere Eiweißfermente 367
3. Kohlehydratverdauung 367
4. Fettverdauung 368
H. Sekretion des verdauenden Saftes 368
a) Makroskopische Anatomie der Leber 369
b) Makroskopische Anatomie des Pankreas 369
c) Histologischer Bau der Leber 369
d) Histologie des Pankreas 371
e) Unterschied zwischen beiden in der Funktion? 372
f) Physiologie der Sekretion 372
J. Absorption 373
1. Ist die Leber ein Absorptionsorgan? 373
2. Der Ort der Absorption 374
K. Weiteres Schicksal der Nahrung 376
L. Peristaltik des Darmes, Enddarm, After, Kot 376
M. Reserven, Chemie der Leber 377
Farbstoffe der Leber 378

Arthropoden 379

I. Crustaceen 379

A. Allgemeines über Verdauungsorgane 379
B. Lebensweise 380
Nahrung 380
C. Nahrungserwerb 384
1. Freilebende Arten 384
2. Festsitzende, parasitische, symbiotisch lebende Arten 386
a) Holzbohrende Arten 386
b) Festsitzende Arten 386
c) Raumparasiten 386
d) Parasiten 387
e) Symbiose 390
D. Nahrungsaufnahme bei den freilebenden Crustaceen . . . 390
1. Mundwerkzeuge 390
a) Entomostraken 391
b) Malacostraken 392
2. Speicheldrüsen 394
E. Vorderdarm: Ösophagus und Magen 396
Vorderdarm der Malacostraken ohne Pylorusmagen 396
1. Mechanische Vorgänge 397
2. Chemische Vorgänge 402
a) Allgemeines über den Saft 402
b) Eiweißverdauung 403
c) Kohlehydratverdauung 405
F. Sekretion des verdauenden Saftes 406
1. Entomostraken 406
2. Malacostraken 407

G. Weitere Schicksale der im Kaumagen, unter dem Einfluß der Magenmühle und des Mitteldarmdrüsensaftes verdauten Nahrung 412
1. Grobe Verdauungsrückstände (Malacostraken) 412
2. Übergang vom Vorderdarm zum Mitteldarm. Filtration im Pylorusmagen. Direkter Übergang der Filterrückstände in den Enddarm bei den Malacostraken 412
Filter im Pylorus 413
a) Allgemein 413
b) Nebalia 414
c) Isopoden und Amphipoden 417
d) Pylorusmagen und Wanderung der Nahrung durch ihn beim Flußkrebs 421
3. Nahrung dringt in die Mitteldarmdrüse ein und wird daselbst absorbiert 424
a) Entomostraken 424
b) Malacostraken 426
H. Absorption 428
1. Nachweis, daß die Mitteldarmdrüse das Hauptabsorptionsorgan ist. Welche Darmteile sind überhaupt zur Absorption befähigt? 428
2. Positiver Nachweis der Resorption in der Mitteldarmdrüse . . 429
3. Histologische Vorgänge bei der Absorption 429
a) Flußkrebs 429
b) Niedere Cruster 431
4. Muskulatur und Bewegungen der Mitteldarmdrüse 432
5. Drüsenkot, Darmkot 433
J. Enddarm 433
K. Weiteres Schicksal der Nahrung, soweit sie nicht unmittelbar gespeichert wird 434
L. Weitere Funktionen der Mitteldarmdrüse 435
1. Exkretion 435
2. „Fonction d'arrêt" 436
3. Reserven 437
4. Weitere Substanzen in der Mitteldarmdrüse 442

II. Arachnoiden 443
A. Lebensweise 443
B. Nahrung, Nahrungserwerb, Nahrungsaufnahme; mit Ausnahme der Milben 444
1. Räuber, die ihre Beute stückweis verzehren 444
2. Räuber, die ihre Beute aussaugen (Araneiden) 446
a) Nahrungserwerb 446
b) Nahrungsaufnahme bei echten Spinnen 453
c) Woher stammt das Ferment (Speichel), das die Außenverdauung leistet? 454
d) Geschmacksorgane 456
C. Vorderdarm 457
1. Phalangiden, Skorpione 457
2. Araneiden 457
D. Mitteldarmgebilde und Mitteldarmverdauung 459
1. Bau der Mitteldarmgebilde 459
2. Physiologie der Mitteldarmgebilde 462
Der verdauende Saft; seine Wirkung 462
E. Sekretion des verdauenden Saftes 465
1. Phalangiden 465
2. Skorpione 465
3. Echte Spinnen 466
F. Absorption 468
1. Araneiden 468
2. Phalangiden 468
3. Skorpione 469

G. Enddarm, Kot, Kotentleerung, Kothülle 470
1. Phalangiden 470
2. Skorpione 471
3. Echte Spinnen 471
H. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung. Reservestoffe. Chemie der Abdominaldrüse der echten Spinnen 472
1. Reserven und Bestandteile der Abdominaldrüse 472
2. Hunger, Verbrauch der Reserven 475

Anhang: Milben (Acarina) 475
1. Parasitische Milben 475
A. Lebensweise, Nahrungsaufnahme 475
B. Verdauung des aufgenommenen Blutes 479
C. Weiteres Schicksal der aufgenommenen Nahrung . . 480
2. Freilebende Milben 480
A. Nahrung und Nahrungsaufnahme 480
B. Verdauung 481
C. Sekretion 481
D. Phagocytose 482
E. Reservestoffe 482
III. Myriapoden 482
A. Nahrung, Nahrungsfang und Aufnahme 482
1. Chilopoden 482
2. Diplopoden 484
B. Speicheldrüsen 485
C. Vorderdarm 485
D. Mitteldarm 486
Der verdauende Saft 487
E. Sekretion des Saftes 487
F. Absorption 487
G. Enddarm und Kot 488
H. Reservestoffe 488

IV. Insekten 488
A. Allgemeines über die Lebensweise der Insekten 488
B. Nahrung und Nahrungserwerb 489
1. Insekten, die freilebend, ohne Hilfe anderer Lebewesen sich die Nahrung verschaffen 490
a) Insekten dieser Gruppe, mit tierischer Nahrung 490
α) Räuber 490
β) Insekten, denen tote tierische Substanzen zur Nahrung dienen 494
b) Omnivoren 495
c) Pflanzenfresser im allgemeinen 496
d) Spezialismus (Homophagie), bei Raupen im besonderen 497
e) Besondere Arten pflanzlicher Ernährung 500
α) Obstmaden 500
β) Nektarsaugende Insekten 501
f) Humusfresser 502
g) Kotfresser 502
h) Insekten, die von Substanzen leben, deren Eigenschaft als Nährstoff von besonderem physiologischen Interesse ist 503
α) Holz 503
β) Hornartige Substanzen 505
γ) Wachs 507
i) Wasser als Nahrungsmittel 507
2. Insekten, die mit Hilfe anderer Lebewesen ihre Nahrung sich verschaffen 507
a) Brutpflege und gesellig lebende Insekten 507

α) Solitäre Wespen 507
β) Faltenwespen 509
γ) Bienen 509
δ) Gegenseitige Fütterung bei Termiten 516
ε) Gegenseitige Ernährung bei Ameisen 518
ζ) Vorräte bei Termiten und Ameisen 519
η) Ameisen, die von Pflanzenlauskot leben 520
ϑ) Ameisengäste 521
ι) Pilzzüchtung 522
b) Insekten, die als Gäste oder Schmarotzer am Tische der sozialen Insekten leben 526
c) Parasitisch lebende Insekten 527
α) Pflanzenschmarotzer: Gallerzeugende Insekten . . 527
β) Parasiten an Tieren 529
d) Insekten mit keiner Nahrung 531
Anhang: Kohlensäureassimilation durch Schmetterlingspuppen 531
C. Physiologie des Vorderdarmes 532
Nahrungsaufnahme, Speicheldrüsen, erste Verdauung in den Erweiterungen des Vorderdarmes 532
Allgemeiner Überblick über den Vorderdarm 532
Bau und Funktion bei einigen Gruppen 533
I. Beißende Insekten 533
1. Mundwerkzeuge 533
2. Nahrungsaufnahme 535
a) Fleischfresser und Omnivoren 535
b) Blattfresser: Raupe von Bombyx 537
3. Kauvermögen der Mandibeln 539
a) Mandibeln, die nicht zum Kauen dienen . . 539
b) Mandibeln, die zum Kauen benützt werden . 540
c) Dienen zur Nahrungsaufnahme nicht durch Kauen 540
d) Leistungsfähigkeit 541
e) Einrichtungen, durch die das mangelhafte Kauvermögen der Mandibeln ausgeglichen wird 541
4. Speicheldrüsen der beißenden Insekten 545
a) Allgemeines über den Bau 545
b) Histologie 547
c) Physiologie 547
5. Schluckakt bei beißenden Insekten 549
6. Wo findet die erste Verdauung bei beißenden Insekten statt? Kropf 550
7. Kau- oder Muskel-Magen 553
a) Der eigentliche Kaumagen 553
b) Zapfen 556
II. Insekten mit (beißenden und) leckenden Mundwerkzeugen. Physiologie des Vorderdarmes bei einigen sozialen Hymenopteren 557
1. Mundwerkzeuge und Nahrungsaufnahme 557
a) Ameisen 557
b) Bienen 558
2. Speicheldrüsen 561
a) Bienen 561
b) Ameisen 565
3. Kropf und Kaumagen der sozialen Hymenopteren 566
a) Bau und Funktion des Honig- und Kaumagens bei Bienen 568
III. Saugende Insekten (mit saugenden und stechenden Mundwerkzeugen) 571
a) Schmetterlinge 572
b) Nichtstechende Fliegen 572

c) Culiciden 574
d) Hemiptera 580
D. Mitteldarm der Insekten 583
1. Übersicht über Bau des Mitteldarmes und seiner Blinddärme 583
2. Relative Länge des Darmes und einzelner Darmteile und die Bedeutung der Ernährung für den Habitus des Darmes . . 586
E. Verdauender Saft des Mitteldarmes 587
1. Allgemeine Eigenschaften 587
a) Normaler Eiweißgehalt 587
b) Reaktion 588
2. Eiweißlösende Fermente 590
3. Verdauung von Kohlehydraten 592
A. Stärke- und Zuckerverdauung 592
B. Andere Kohlehydratfermente 595
C. Cytase 596
4. Fettverdauung 596
5. Hilfsfermente 597
6. Schicksal der Nahrung im Mitteldarm 598
F. Sekretion des Mitteldarmsaftes 599
1. Sezernierende Zellen 599
2. Sekret innerhalb der Zellen 601
3. Stammt das Sekret aus dem Zellkern? 602
4. Eigentliche Sekretion 602
5. Weitere Zellarten 607
6. Wann wird sezerniert? 608
7. Wo wird sezerniert? 608
G. Die peritrophische Membran 609
H. Absorption im Mitteldarm 613
1. Histologisches über spezifische Absorptionszellen 613
2. Experimenteller Nachweis von Absorption in den Mitteldarmgebilden schlechthin 614
3. Verfüttertes Eisen (und andere Stoffe) in den Zellen der Mitteldarmgebilde 617
J. Enddarm 618
1. Übergang von Mitteldarm zu Enddarm 618
2. Dünndarm, Dickdarm 619
3. Funktionen dieser 621
4. Dickdarmeöka 623
5. Rektum (Defäkation) 624
K. Kot, Nahrungsausnützung 625
L. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung 631
M. Nahrungsentziehung (Freßperioden, Hunger, Durst) . . 629
1. Nahrung gelangt ins Blut 631
2. Reserven 632
a) In den Darmzellen 632
b) Fettkörper 634
c) Quantitative Angaben über Fett und Glykogen als Reserven 636
3. Weiterer Stoffansatz und Stoffaufbau 636
a) Stoffansatz 636
b) Stoffaufbau 638
N. Die Gallenfrage 639

Schluß: Zusammenfassung und Vergleichung 640

A. Nahrungsaufnahme 640
1. Haupttypen der Nahrungsaufnahme 640
a) Strudler oder Partikelfresser 640
b) Tiere, denen große Beuteobjekte zur Nahrung dienen (Schlinger) 643
α) Einschlingen großer Beuteobjekte 643
β) Kauvorrichtungen 644
γ) Pharynx bei Schlingern 644

δ) Molluskenradula 645
ε) Außenverdauung 645
c) Sauger 646
2. Speicheldrüsen 647
B. Verdauung im Vorderdarm: Kropf, Kaumagen. Vereinigte Wirkung chemischer und mechanischer Lösungsmittel 650
C. Fermente 653
I. Trypsinartige Proteasen als phylogenetisch älteste und wichtigste Fermente 653
1. Fehlen von Fermenten für stickstofffreie Nahrung bei niedrigsten Tieren 653
2. Art der Protease bei Wirbellosen 654
II. Fehlen einer Protease im Verdauungssaft der Pulmonaten (und Muscheln) 655
D. Sekretion des verdauenden Saftes und Absorption . . . 656
I. Physiologisch-histologische Vorgänge der Sekretion und Absorption 656
1. Reine Verdauungsphagocytose 656
2. Verdauungsphagocytose bei Tieren mit großer Beute . . 656
a) Verdauendes Syncytium 657
b) Vorverdauung im Darmraum 657
3. Verdauung durchaus im Darminnern 658
a) Sekretions- und Absorptionszellen. 658
b) Sekretion und Absorption durch ein und dieselbe Zelle 659
II. Physiologische Bedingungen der Sekretion des verdauenden Saftes 660
1. Bei Tieren mit intrazellulärer Verdauung 660
2. Tiere mit Verdauung im Darmraum 660
E. Darmfunktion und Darmform . . . . . 66[illegible]
1. Darmverzweigungen, durch welche die Nahrung im Körper verteilt wird, als Ersatz für eine (wohlausgebildete) Blutzirkulation 661
2. Darmverzweigungen bei Tieren, deren Blutsystem die Nahrungsverteilung besorgt 661
a) Sie dienen wahrscheinlich zur Vergrösserung der Darmoberfläche 661
b) Darmverzweigungen, welche zur Aufnahme eines Filtrates, von den übrigen Darmteilen abgesondert sind . . . 662
Anhang: peritrophische Membran der Insekten 662
F. Enddarm 663
G. Weiteres Schicksal der Nahrung. Reservestoffe. „Leberfrage“ 663
1. Schicksal der Absorpta, die nicht gespeichert werden. . . . 663
2. Reservestoffe 664
a) Ort der Ablagerung. 664
b) Die einzelnen Reservestoffe 664
α) Protozoen 665
β) Metazoen 665
3. Die „Leberfrage“ 665

Autorenverzeichnis 669

Sachverzeichnis 675

Gottwalt Chr. Hirsch.

Einführung.

Der Gegenstand der Physiologie sind die Lebenserscheinungen. Die Physiologie hat die Aufgabe, die Organe der Lebewesen in ihren Leistungen zu erforschen, „um schließlich ein möglichst genaues Bild des inneren Zusammenhanges aller derjenigen Vorgänge zu gewinnen, die wir mit dem einfachen Worte „Leben" bezeichnen". (Julius v. Sachs.)

Was ist Leben?

Wenn wir Lebewesen betrachten, so fallen uns mannigfaltige Erscheinungen an ihnen auf, die wir an Leblosem vermissen. Leben tritt als eine Summe von Geschehen in die Erscheinung: und untersuchen wir es, so finden wir, daß alle Einzelerscheinungen notwendig sind, um ihre Gesamtheit und somit das Leben zu ermöglichen. Schalten wir eine Hauptgruppe jener Erscheinungen an einem Wesen dauernd aus, so hört bald das Gesamtgeschehen auf, der Tod tritt ein.

Ein lebendes System zeigt also eine Summe von Erscheinungen, die alle notwendig sind, um dem System jenen Zustand zu erhalten, in welchem einzig und allein es die Erscheinungen wiederum hervorzubringen vermag.

Die Mittel (die das Leben erzielen) scheinen demnach nichts anderes zu tun, als dauernd aufs neue die Mittel, also sich selbst zu ermöglichen. Dem Menschen, gewöhnt, bei allen Dingen seines Daseins, seines Handelns, eine Bedeutung zu suchen, wird es die größte Schwierigkeit bereiten, sich mit der Erkenntnis zufrieden zu geben: die Bedeutung des Lebens sei, sich selbst stets aufs neue zu erzeugen. Aber die Naturbeobachtung ist nicht imstande, uns mehr über diese Bedeutung zu sagen, die Frage nach ihr müssen wir der Philosophie überlassen.

Wir aber wenden uns den Erscheinungen zu, deren Resultante eben das Leben ist, und fragen nicht: Was bedeutet das Leben? sondern: Wie kommt es zustande? Eine Fülle von Ereignissen erzielt dauernd einen scheinbar stabilen Zustand, wie der Strom eines Flusses an einer bestimmten Stelle eine bestimmte Welle dauernd erzeugen kann, die aus der Ferne den Eindruck erweckt, als sei sie ein einziger fester Körper; doch ist das Wasser, das sie bildet, in jeder Sekunde ein anderes [1]).

[1]) Das Leben und solch eine stehende Wasserwelle sind „stationäre" Systeme (mit stationärem Wechsel). Ein fester Körper (den also die Welle nur vortäuscht) ist ein „stabiles" System. (Ostwald.)

Der Zusammenhang der Lebenserscheinungen ist unserem Geiste also nur zugänglich, wenn wir sie betrachten mit Bezug auf den Gleichgewichtszustand, den sie in ihrer Gesamtheit erzielen und den wir Leben nannten.

Der Naturforscher, der sich nicht mit Leben beschäftigt, kennt keinen Zusammenhang der Erscheinungen, der sich erst aus ihrer Endwirkung erkennen ließe, der durch diese Endwirkung recht eigentlich erst bestimmt wäre. Für ihn ist jede Erscheinung lediglich durch ihre Ursache bestimmt. Anders ist es bei Maschinen: Jede Einzelbewegung, die wir an einer fahrenden Lokomotive wahrnehmen, kann uns nur dadurch „verständlich" werden, daß wir ihre Beziehung zum Endresultat, zum „Zweck" der Lokomotive erkennen: zum Fahren. Weil alles Geschehen in der Lokomotive mit Notwendigkeit auf Erreichung dieses „Zweckes" hinführt, sprechen wir von „zweckmäßigem" oder „finalem" Geschehen in ihr. Es leuchtet unmittelbar die Analogie ein, zwischen solchem zweckmäßigem und unserem biologischen Geschehen. Allein, was ist bei einer Lokomotive der Zweck? Nichts anderes, als das Resultat ihrer Leistung, das (vor ihrem Bau) vom Ingenieur erkannt, ihn bestimmte, die einzelnen Teile der Maschine so und nicht anders zu ordnen, als dies zum Erzielen der Bewegung notwendig war.

Bei den Organismen wissen wir nichts davon, daß ein Intellekt das Ziel: Leben, vor ihrer Existenz erkannt, und ihre Organisation danach veranlaßt hätte.

Die Organismen verhalten sich also, als wären sie zweckmäßig. Wir wissen aber nichts von einem Zweck oder richtiger von einem vorerkannten Zweck: einer Zwecksetzung.

Die Sprache gibt uns kein Wort an die Hand, um Zweckmäßigkeit ohne Zwecksetzung anders auszudrücken, als eben durch „Zweckmäßigkeit". Wir sind daher leider gezwungen, uns dieses doppelsinnigen Wortes zu bedienen, halten aber stets daran fest, daß wir es mit Zweckmäßigkeit ohne Zwecksetzung zu tun haben; ferner, daß der Satz „Leben ist der Zweck der Lebenserscheinungen" nur eine Definition ist; endlich: Die Behauptung, „das Geschehen im Organismus ist zweckmäßig" umschreibt lediglich die Tatsache, daß alle Erscheinungen im Organismus mit Notwendigkeit zur Erhaltung des Zustandes führen, den wir Leben nennen.

Man hat das Dogma aufgestellt, es bestünde ein unüberbrückbarer Gegensatz zwischen kausalem und zweckmäßigem Geschehen. Für die Naturforschung gäbe es daher nur Kausalität. Wir wollen zeigen, daß jener Gegensatz nicht besteht.

Auch zweckmäßiges Geschehen ist in seinem inneren Zusammenhang lediglich kausal. Nehmen wir ein Beispiel: Ein Windstoß schüttelt einen Apfelbaum, ein reifer Apfel fällt herab und erschlägt ein kleines Tier. In dieser (reinen) Kausalkette läßt ein jedes Kettenglied Beziehungen nur zum vorhergehenden und zum nächstfolgenden erkennen. Der Wind hat mit dem Tode des Tieres von vornherein nichts zu tun. Daß die Folge der Ereignisse gerade den Weg nahm, der zum Tode des Tieres führte, ist durch Ursachen veranlaßt, die vollkommen außerhalb der uns beschäftigenden Kausalreihe liegen, keinerlei Beziehungen zu ihr erkennen lassen. Der Apfel war reif: wäre er nicht reif gewesen, so würde er nicht gefallen sein, der Wind würde nicht den Tod des Tieres herbeigeführt haben.

Hätte sich andererseits das Tier nicht gerade da befunden, wo die Fallkurve des Apfels die Erdoberfläche (nach bestimmten Kausalgesetzen) schneiden mußte, es wäre nicht getroffen worden.

Dieses Zusammenwirken an sich voneinander unabhängiger Ereignisreihen, nennen wir „Zufall". Das Kausalgeschehen selbst aber können wir, der Unmittelbarkeit einer jeden wirklich vorhandenen Beziehung wegen „unmittelbare Kausalität" nennen.

Im wesentlichen die gleichen Kausalfaktoren, kann der Mensch benutzen, wenn er ein ihm lästiges Tier töten will. Er kann machen, daß ein schwerer Gegenstand gleichfalls durch eine, nun aber ganz bestimmte Erschütterung, gerade in demjenigen Augenblicke zu Boden fällt, in welchem das Tier sich unter ihm befindet (Tierfalle). Die Einzelglieder der Mechanik sind der Hauptsache nach die gleichen, wie eben in unserer „unmittelbaren Kausalkette": Erschütterung, Fall, Tod. Allein nicht „Zufall" führt den Tod des Tieres herbei. Wir zwangen die Ereignisse, unter vielen möglichen, nun gerade diesen einen Weg zu gehen, **und zwar durch die Anordnung der einzelnen in Frage stehenden Teile.**

Jedes Glied dieser Kausalkette trägt also das Endergebnis schon mit Notwendigkeit in sich: Es besteht eine Beziehung nicht nur zwischen benachbarten Kettengliedern, sondern (um das Extrem zu nennen) auch zwischen Anfangs- und Endglied des uns beschäftigenden Geschehens, und jedes einzelnen zum Ganzen. Solch eine Beziehung herzustellen, ist aber gerade ein wesentliches Vermögen menschlichen Intellekts: Er vermag den Lauf des Geschehens, das zu einem bestimmten, gewünschten Ergebnis führt, vorauszusehen und dieses Ergebnis dadurch herbeizuführen. Ein solches aber ist es gerade, was wir „Zweck" nennen. Es wird herbeigeführt durch eine Kausalität, die im einzelnen von derjenigen, die den „Zufall" bedingte, überhaupt nicht verschieden ist. Und doch kennzeichnet sich die Gesamtreihe der Kausalität, durch jene mittelbare Beziehung, die schon zwischen ihrem Anfangs- und Endglied durch uns erkannt wird. Diese mittelbare Beziehung dürfen wir mittelbare Kausalität nennen, da im Ablauf der Ereignisse sich nichts befindet, was im Gegensatz zum Kausalgesetz stünde. Im Gegensatz aber zur unmittelbaren Kausalität, die als Zufall, bestimmte Ereignisse nur mit einem verschwindend kleinen Prozentsatz mathematischer Wahrscheinlichkeit herbeiführt, wird dieses Ereignis durch unsere mittelbare Kausalität mit Notwendigkeit bedingt: Wir warten nicht, bis zufällig ein Funke ins Pulver fliegt, sondern wir entzünden unser Pulver, wenn wir schießen wollen. Der Schuß tritt aber mit Notwendigkeit ein, weil die Anordnung der Teile unseres Gewehres die Entzündung des Pulvers mit Notwendigkeit verursacht [1]).

Im Organismus bestehen die gleichen Beziehungen zwischen den Lebenserscheinungen und ihrem Resultate, dem Leben, wie der Mensch sie zwischen den Vorgängen und dem Zwecke seiner Maschinen herstellt. Wir haben es also mit einer Analogie zwischen den Maschinen und den Lebewesen zu tun; aber von einer Analogie zwischen den Entstehungsursachen der „Zweckmäßigkeit" in beiden Fällen wissen wir nicht das Geringste.

Zahlreiche Versuche wurden unternommen, eine Vorstellung davon

[1]) Jordan, H., Die Lebenserscheinungen und der naturphilosophische Monismus. Leipzig S. Hirzel 1911.

zu gewinnen, wie die Zweckmäßigkeit von Naturprodukten, nämlich den Organismen, habe entstehen können. Da aber ein wirklich überzeugendes Resultat auf diesem Wege nicht erzielt wurde, so nehmen wir für uns das Recht in Anspruch, diese Frage offen zu lassen und uns mit der Erkenntnis zu begnügen: Die Organisation des Wesens weist dem Kausalgeschehen die feste Bahn an, die es durcheilen muß, um das Ziel zu ermöglichen: Leben. Wir können aber diese Zusammenhänge zwischen Erscheinungen und Ziel, d. h. die Organisation nur verstehen, wenn wir Bau und Tätigkeit der Organe beschreiben, wie der Ingenieur Bau und Tätigkeit der Einzelteile seiner Maschine beschreibt. Erst wenn wir alle an der Maschine sich abspielenden Vorgänge in ihrem Bedingtsein durch den Bau zusammenhängend zu beschreiben imstande sind, „verstehen" wir die Maschine. Das gleiche gilt für die Lebewesen.

Zwei Wege gibt es, eine Maschine zu untersuchen. Wählen wir als Beispiel einen Elektromotor: Einmal kann ich das Problem vom Wesen der treibenden Elektrizität und des Elektromagnetismus zu lösen suchen. Oder aber, ich kann zunächst Elektrizität und Magnetismus als schlechthin gegeben betrachten, und nur festzustellen suchen, wie diese Kräfte auf Grund des Baues der Eisenteile und auf Grund der Drahtwickelungen gezwungen sind, das Rad der Maschine zu drehen. Beide Aufgaben sind keineswegs Gegensätze, sondern die beiden verschiedenen Strecken ein und desselben Weges, die beide zu gehen notwendig ist, wollen wir zum vollen Verständnis des Elektromotors kommen. Allein die erste Aufgabe gilt nicht ausschließlich für den Elektromotor. Jede elektrische Kraftmaschine gibt uns in dieser Hinsicht das gleiche Rätsel auf. Derjenige, der sich seine Lösung zur Aufgabe macht, braucht sich nicht gerade an den Motor, als sein Objekt zu wenden. Er kann allgemein jedwede elektrische Maschine zum Ausgangspunkte seiner Studien machen.

Anders der Forscher, der die zweite Aufgabe lösen will. Sein Problem bezieht sich recht eigentlich auf den Motor. Beschränkt er sich nicht auf ihn, so mag er noch andere elektrische Maschinen untersuchen, stets die Vorgänge individuell in ihnen beschreibend, und seine an verschiedenen Maschinen gewonnenen Resultate miteinander vergleichend, in Beziehung bringen.

Nicht anders ist es in der Lehre vom Leben, der Biologie. Nebeneinander bestehen und müssen bestehen, die Erforschung der allgemeinen Lebensprobleme, der Fragen nach dem Wesen der Kräfte, durch welche das eigentliche Lebensgeschehen in die Wege geleitet wird („Allgemeine Physiologie"). Und dann eine Forschung, welche jene Kräfte [1]) als schlechthin gegeben betrachtet: Wer ihr sich hingibt, wird studieren, wie das Spiel aller dieser Kräfte, gezwungen durch die Anordnung der Teile im Organismus, alles das erreicht, was wir Leben nannten. Aufgabe der speziellen Physiologie einer bestimmten Wesensart (z. B. des Menschen), ist es, diese Dinge bei seinem Objekte zu untersuchen. Aufgabe der **vergleichenden tierischen Physiologie** aber muß es sein, derartige Studien auf eine möglichst große Anzahl Tiere vergleichend auszudehnen.

Zwei Ursachen bedingen es, daß das Leben, welches doch immer das gleiche Ziel der Lebenserscheinungen zu sein scheint, nicht stets und von jedem Organismus durch die gleichen Mittel der Organisation [2])

[1]) Also: Das Wesen der durch den Stoffwechsel freiwerdenden Energie, der Kraft, die durch den Nerv geleitet wird, das Wesen der Muskelverkürzung usw.

[2]) wohl aber der Grundkräfte!

erreicht wird, sondern daß uns vielmehr die Lebewelt als eine überwältigende Mannigfaltigkeit von Formen und somit auch von Funktionen entgegentritt. Beide Ursachen können uns die Gesichtspunkte geben, von denen aus wir die Mannigfaltigkeit der Funktion, ordnend und vergleichend betrachten können. Maschinen mögen wiederum als Beispiele dienen:

1. Wenn es gelungen ist, irgend einen Zweck durch erstmalige Konstruktion einer Maschine zu erreichen, dann wird sie aller Voraussicht nach, noch recht unvollkommen sein. Es werden ihr Fehler anhaften, welche man bei dem nächsten Bau zu beseitigen sucht; Hilfsmaschinen werden hinzugefügt werden, reicher und reicher wird die Ausstattung, bis schließlich aus der primitiven Dampfmaschine des Denis Papin, etwa die Maschine eines modernen Ozeandampfers entsteht.

Bei den Organismen ist es nicht anders. Wir lernen zunächst primitive Wesen kennen, dann reicher und reicher organisierte, bis hinauf zu den kompliziertesten, den Säugetieren, dem Menschen. Was aber kann für einen Organismus Kompliziertheit bedeuten, für ihn, dessen „Zweck" doch immer nur das eine „Leben" ist? Solange uns die Naturwissenschaft nicht auch zugleich über einen Zweck, eine Bedeutung des Lebens orientieren kann, bleibt die Frage zu beantworten: Was ist zu erreichen möglich, das über Leben schlechthin hinausginge?

Wir ließen bis jetzt die Einwirkung der Umgebung auf den Organismus außer Betracht. Die Umgebung, das heißt der Inbegriff der Kräfte, die auf die Organismen wirken, die Summe ihrer Lebensbedingungen, weist große Mannigfaltigkeit auf. Je nach dem Orte, an dem ein Tier sich aufzuhalten pflegt, nach seiner Lebensweise etc., sind die Anforderungen, die das Leben an es stellt, verschieden, zumal verschieden groß. Je leistungsfähiger aber die Organe eines Tieres sind, ein desto größeres, reicheres Lebensgebiet wird es sich erobern, wird es innehaben. Es ist imstande der Mannigfaltigkeit seiner äußeren Existenzbedingungen, durch Leistungen seiner Organe zu begegnen; jede Wirkung der Außenwelt mit einer Gegenwirkung zu beantworten, angetan, das Gleichgewicht wiederherzustellen, welches jene Außenwirkung zu stören drohte. Gewiß können gerade primitivste Tiere, weitgehende Schwankungen einzelner Lebensbedingungen (an die sie „angepaßt" sind) oft in staunenswerter Weise passiv vertragen. Wenn aber mit den Anforderungen des Gesamtlebensgebietes die Leistungsfähigkeit der Organe steigt, so nehmen auch ihre Ansprüche an Nahrung, an bestimmte Wärmegrade, an bestimmten Salzgehalt ihrer Substanz zu. Ein passives Aushalten der Schwankungen innerhalb der Lebensbedingungen wird mehr und mehr unmöglich. Wieder sind es Organleistungen, welche jene gesteigerten Ansprüche befriedigen müssen: So wächst die Leistung mit der Beanspruchung, und diese hinwiederum nimmt mit der Leistung zu.

Durch zweierlei kann das vollkommenere Organsystem sich vor dem primitiveren auszeichnen:

a. Durch „Arbeitsteilung" (Differenzierung).

Wenn ein einziges Organsystem vielerlei leisten muß, so wird die Einzelleistung darunter zu leiden haben. Wenn das gleiche Element etwa Nahrungsstoffe in sich aufnimmt und zugleich diese Stoffe für den ganzen Organismus aufspeichern muß, so wird seine Aufnahmefähigkeit beschränkt sein; anders, wenn die Speicherung durch andere

Elemente besorgt wird, als die Aufnahme. Dann wird das aufnehmende Element — sich ständig der aufgenommenen Stoffe entledigend — immer wieder zur Neuaufnahme frei werden. Je mehr also die Arbeit sich verteilt, je mehr die Organe sich spezialisieren, desto mehr muß ihre Leistungsfähigkeit zunehmen, desto mehr werden sie Mehranforderungen genügen.

b. Durch Regulation.

Eine primitive Maschine wird ihre Kräfte entfalten, wird aber nicht imstande sein, sie quantitativ an die jeweiligen Notwendigkeiten anzupassen. Je vollkommener die Maschine wird, desto besser werden auch diejenigen Vorrichtungen werden können, quantitativ und qualitativ solche Anpassung zu ermöglichen. Die niedere Funktion des Tieres ist auf normale Mittelwerte der Außenbedingungen eingestellt, wie ein stets gleich stark brennender Ofen, der bei Wärme zu warm, bei Kälte zu kalt ist, bei bestimmten, im allgemeinen vorherrschenden Mittelwerten aber befriedigt.

Dieser Ofen sowohl, als die niedere Funktion, sind auf eine gewisse Norm „eingestellt"; durch solche „prästabilierte Harmonie" erscheint das niedere Tier den normalen Außenbedingungen angepaßt.

Im Gegensatz dazu paßt sich das höhere Organ aktiv durch Regulation den Schwankungen der Außenbedingungen an; gleich einem Ofen, der selbsttätig den Wärmegrad, den er spendet, der Außentemperatur anpaßt, etwa in dem Raume, den er heizt, eine konstante Temperatur erzeugend, gleichviel ob es draußen warm oder kalt ist. Wir werden bei den Tieren zahlreiche Beispiele für solche Regulationen kennen lernen: Man denke (um die Art des Beispiels beizubehalten) an den Unterschied zwischen „Kalt"- und „Warmblütern". Der „Kaltblüter" ist ein Spielball in der Hand der Außentemperatur, von der seine Körpertemperatur und damit eine Reihe seiner wichtigsten Leistungen durchaus abhängig ist [1]), während der Warmblüter durch seine konstante Körperwärme von der Außentemperatur weitgehend unabhängig gemacht wird, u. a. m.

Kurz es gibt eine Entwicklung der Funktion, ein Niedriger und ein Höher.

2. Wenn wir die Tierreihe überblicken, so fällt uns auf, daß wir es nicht so sehr mit einer Reihe von „Maschinen" zu tun haben, die alle durchaus dem nämlichen Zwecke dienen, und sich nur durch den Grad der Vollkommenheit voneinander unterscheiden, mit dem sie dem Zwecke zu dienen imstande sind: Auch das zu Erreichende weist große Mannigfaltigkeit auf.

Ich kann mir eine ganze Sammlung von elektrischen Maschinen denken, die alle im Prinzip das gleiche leisten, sich zu drehen, und doch alle einem anderen Zwecke dienen. Die eine mag ein Schiff treiben, die andere eine Wasserpumpe oder dergleichen: Stets wird eine bestimmte Beziehung herrschen zwischen den Einrichtungen des Motors und dem, was er zu leisten hat. Jedes Tier hat seine Existenzbedingungen, wie wir hörten: sein „Milieu" [2]), seine Nahrung seine Feinde. An diese Bedingungen muß das Tier, wie wir gleichfalls hörten, angepaßt sein. Allein wir

[1]) z. B.: Nur bei gewissen Außentemperaturen sind die Muskeln mancher Seetiere imstande zu arbeiten!

[2]) Die es normalerweise umgebenden physikalischen und chemischen Bedingungen.

berücksichtigten bis jetzt noch nicht die individuellen Beziehungen einer Tierart zu ihrer individuellen Umgebung, zu ihrer individuellen Umwelt [1]).

Man kann sagen: Es gibt so viele Umwelten als es Tierarten gibt. Im harten Konkurrenzkampf der Arten untereinander mußte jede Lebensmöglichkeit ausgenutzt werden. Jede noch so absonderliche Art, sich Nahrung oder Sicherheit zu verschaffen, bot dem Tiere, das sich ihr anpassen konnte, die Möglichkeit zu leben. Diese Art frißt, was alle anderen verschmähen: Holz, Horn oder Wachs — sie muß dafür besonders eingerichtet sein, sonst kann sie von solchen Substanzen nicht leben. Jene Art verlegt sich darauf, hartschalige Muscheln zu erbeuten. Sie würde das nicht können, hätte sie nicht besondere Vorrichtungen, dem Muscheltiere beizukommen; und kurz: **Jeder Organismus ist das, was die Lebensbedingungen ihn zu sein zwingen.**

Hier handelt es sich nicht mehr um vollkommen oder primitiv. Gewiß ist der höhere Organismus durch die vollkommenere Leistung seiner Organe imstande, den Anforderungen eines weiteren, umfangreicheren Lebensgebietes, einer reicheren Umwelt zu genügen. Aber die Einpassung des Organismus in seine individuelle, nun einmal gegebene Umwelt ist immer eine absolute. Sie vergleichend in ihrer Mannigfaltigkeit kennen zu lernen, scheint mir unsere bedeutendste allgemeine Aufgabe zu sein.

Durch das vergleichende Studium der Funktionen, in ihrer steigenden Vollkommenheit, von dem wir oben sprachen, lernen wir die reine Funktion schlechthin kennen, so wie uns die Geschichte des Maschinenbaues zeigt, auf welche Weise der Mensch jene Probleme löst, zu deren Lösung er eben der Maschine bedarf. Wie wir bei der Geschichte des Maschinenbaues ein Stück schaffenden Menschengeistes vor uns haben, so beim Studium der sich entwickelnden Funktion, ein Stück der schaffenden Natur: tastend, verbessernd, umwälzend, höhere Vollkommenheit erreichend.

Durch das vergleichende Studium der Funktion, der Organisation, in ihrer Abhängigkeit von der Umwelt aber, lernen wir nicht nur die Mannigfaltigkeit des Naturschaffens, und seine Plastizität kennen, sondern ein Stück jener großen Beziehungen, die das Naturganze beherrschen.

Einzeltatsachen sind nur Wissen; erst die Beziehungen machen die Wissenschaft.

Wenden wir uns nun dem Studium der Erscheinungen des Lebens, und zwar des tierischen Lebens zu: Was muß der Organismus zum Leben leisten? Leben, fanden wir, ist die Resultante eines Geschehens. Ein „Geschehen" aber ist eine Summe von Vorgängen, die mit Energieverbrauch, mit der Entfaltung von Kräften einhergehen. Zur Bestreitung dieser Ausgaben müssen Einnahmen vorhanden sein: Leben ist nicht denkbar ohne den Erwerb von Energie. Und dieser Erwerb kann nur in Form von Substanz vor sich gehen, die das Tier sich aneignet, in seinen Organismus aufnimmt (Ernährung). Dann muß es diese Substanz zur Energieentfaltung verwerten. Handelt es sich um ein größeres Wesen, so bedarf es in seinem Körper eines flüssigen Vermittlers, damit alle Teile seines Körpers in den Stand gesetzt werden, Energie zu entfalten (Blut). Die Energieentfaltung selbst ist in der Regel an das Vorhandensein von

[1]) Umwelt als der Inbegriff aller Außenbedingungen (v. Uexküll).

Sauerstoff gebunden (Atmung). Der Stoffwechsel ist schließlich der Prozeß, der die Energie freimacht. Ein Teil der erworbenen Substanzen wird zum Körperaufbau verwandt (Wachstum). Aber es gibt auch ein Wachstum über das Individuum hinaus: die Fortpflanzung. Endlich kommt, als offenkundigste jener Energieentfaltungen, dem Tiere Bewegung zu. Für sie bedarf es der kontraktilen Substanz, der Muskeln. Bei höheren Tieren gesellen sich hierzu Nervensystem und Sinnesorgane, welche dafür sorgen, daß die Bewegung sich den Dingen der Außenwelt weitergehend anpaßt und dadurch erst vollkommen nützlich wird.

So haben wir die Lebenserscheinungen als eine Kette von Einzelgeschehen vor uns, und wir wollen uns der Aufgabe zuwenden, sie im einzelnen bei den verschiedenen Tiergruppen kennen zu lernen.

I. Teil.

Die Ernährung.

In diesem Teile ist es unsere Aufgabe, diejenigen Substanzen kennen zu lernen, die als Nahrung für das Tierreich in Betracht kommen. Sodann betrachten wir die Art, wie die Tiere sich die Nahrung aneignen und sie ihrem Organismus zuführen. Wir verfolgen dann die Nahrung auf ihrer Wanderung durch den verdauenden Apparat bis zu dem Momente, wo sie als definitiver Besitz in die lebende Substanz des Tieres aufgenommen ist, während die Teile, die dem Verdauungsprozeß widerstanden, aus dem Tiere entfernt werden. Die Verwertung der Nahrung zu untersuchen ist Aufgabe des zweiten Abschnitts.

Einleitung.

A. Die Nahrung.

Was ist Nahrung? Der Organismus hat dem Stoff gegenüber zwei Aufgaben: 1. Er muß sich Substanzen aneignen, aus denen er seinen Körper aufbaut. 2. Er muß sich Substanzen aneignen, die ihm zur Energiequelle dienen können. Denn die Bewegungserscheinungen, die ja gerade für das Leben charakteristisch sind, sind mit Energieverbrauch verbunden, die Energie muß ersetzt werden. Die Organismen unseres Planeten, ganz allgemein, bedürfen einer Energiequelle und als solche kommt für sie, unmittelbar oder mittelbar, fast ausschließlich die Sonne in Betracht, so sehr, daß wir uns nur mit dieser einen Quelle beschäftigen wollen. Aufgabe der Organismen ist es, die Sonnenenergie, die in Form von Strahlung zu ihnen kommt, derart umzusetzen, daß sie das Produkt in Form gespeicherter Energie in ihrem Organismus ablagern können, um sie bei Bedarf in lebende Energie umzusetzen und zu verwerten. Wie kann überhaupt ganz allgemein, lebende Energie in speicherbare („potentielle“ Energie) umgesetzt werden?

Ein Beispiel kann die Frage beantworten: Ich hebe einen Stein, oder lasse ihn durch irgend eine lebende Energie heben. In der Höhe halte ich den Stein fest; durch seine Lage vergegenwärtigt er mir gespeicherte Energie, denn, wenn ich will, kann ich ihn fallen lassen, und in seinem Fall kann er mir eine Maschine treiben, wie das Gewicht die Gewichtsuhr. Fassen wir das Beispiel allgemeiner, so können wir sagen, eine lebende (= „kinetische“) Energie kann in eine gespeicherte („potentielle“) Energie umgesetzt werden, wenn man mit der lebenden ein

„Bestreben", hier Anziehung, überwindet. Wird das Bestreben späterhin befriedigt, so erhält man das angelegte Kapital an gespeicherter Kraft, in Form von lebender Kraft zurück.

Daß die Sonne auf diese Weise die Erde mit speicherbarer Energie versieht, zeigt z. B. jede Quelle, jeder Bach: Heben des Wassers, Überwinden der Schwere durch die Sonne (Verdunstung), allmähliches Wiedergewinnen der Tiefenlage (Befriedigung des „Bestrebens" der Erdanziehung) durch Regen und Bachlauf.

Die Organismen bedienen sich des nämlichen Weges, nur ist die Anziehung, das „Bestreben", das sie durch die Sonnenenergie überwinden lassen, kein physikalisches, sondern ein chemisches. Daß die Sonnenenergie auch chemische Anziehungskraft zu überwinden vermag, zeigt der photographische Vorgang, besonders beim Herstellen der Abzüge, im Chlorsilberpapier, denn das Schwarzwerden beruht auf Trennung des Silbers vom Chlor; schwarz ist das fein verteilte, metallische Silber. Und wie Energie nötig ist, chemische Anziehung zu überwinden, so wird solche frei, läßt man die Anziehung sich befriedigen, und zwar z. B. in Form von Wärme (sog. exothermische Prozesse). Ein Beispiel hierfür ist die Vereinigung von Kohlenstoff und Sauerstoff, die man Verbrennung nennt; aus der Vereinigung entsteht Kohlensäure. Kurz, zwei Körper, die einander (chemisch) anziehen, getrennt zur Verfügung haben, heißt gespeicherte Energie besitzen[1]).

Im grünen Pflanzenblatt wird durch das Sonnenlicht die Kohlensäure der Luft in ihre Bestandteile zerlegt, getrennt, und der Kohlenstoff als gespeicherte Energie zurückbehalten. So kann der Organismus, die Pflanze, aber auch das Tier, das der Pflanze das Produkt ihrer Arbeit abnimmt, sich stets freie Energie verschaffen, wenn sie den Kohlenstoff sich mit dem überall vorhandenen Sauerstoff wieder zu Kohlensäure verbinden läßt. Dieser Vorgang wird uns im zweiten Teile beschäftigen. Hier sehen wir nur, wie die Pflanze den gewonnenen Kohlenstoff mit dem Wasser, das sie dem Boden entnimmt, zu einer Art von Körpern vereinigt, die wir, ihrer Zusammensetzung wegen, als Kohlenwasser: „Kohlehydrate" bezeichnen: Zucker, Stärke. Der Vorgang aller dieser Bildungen ist kompliziert und keineswegs im einzelnen bekannt, doch kümmert uns das nicht, da wir nur die Resultate als solche zu betrachten haben. Diese Kohlehydrate sind der Ausgangspunkt für die Bildung aller der Stoffe, welche überhaupt als Nahrungsmittel in Betracht kommen. Aus ihnen vermag die Pflanze Fette und, sie mit Stickstoff und Schwefel verkuppelnd, Eiweiß zu machen.

Der tierische Organismus, selbst nicht imstande, Sonnenenergie zu speichern, verschafft sich alle diese Stoffe aus der Pflanze, entweder direkt, indem er die Pflanzen frißt, oder indirekt, indem er von Pflanzen genährte Tiere als Nahrung verwendet.

Die in Betracht kommenden Nahrungsstoffe müssen wir uns kurz ansehen, und sie in ihrem Bau soweit kennen lernen, als dies zum späteren Verständnis der Verarbeitung dieser Stoffe im tierischen Organismus notwendig ist.

[1]) Diese Darstellung dient nur den Vorgang energetisch zu versinnlichen; auf die kompliziertere Frage der Wärmeentstehung und Wärmebindung bei chemischen Prozessen einzugehen, ist hier nicht der Platz.

Die Chemie der Nahrungsstoffe.

I. Die Kohlehydrate:

Die Stammverbindungen aller organischer Substanz[1]) zeichnen sich, ihrer Zusammensetzung nach, dadurch aus, daß sie aus Kohlenstoff und den Bestandteilen des Wassers bestehen, welch letztere im gleichen Verhältnis zueinander auftreten, wie im Wasser selbst. Es gibt eine große Anzahl dieser Verbindungen, von denen für uns nur wenige in Betracht kommen. Die Mannigfaltigkeit wird dadurch erzeugt, daß kompliziertere Kohlehydrate durch Verkuppelung einfacher entstehen können.

An einfachsten Kohlehydraten haben wir zwei Körper kennen zu lernen (die ihrerseits dann durch jene Verkuppelungen 2 Kategorien komplizierter Kohlehydrate bilden): 1. Kohlenhydrate, bei denen der Kohlenstoff je zu 6 Atomen, 2. bei denen er je zu 5 Atomen auftritt

1. Hexosen $C_6H_{12}O_6$
2. Pentosen $C_5H_{10}O_5$.

Beide Körper und Körpergruppen haben für uns Bedeutung.

A. Die Hexosen. Wir lernen zunächst diese Körper in ihrer einfachen, nicht gekuppelten Form kennen. Wir nennen sie dann Monosaccharide.

Die Monosaccharide sind süßschmeckende, meist krystallisierende, in Wasser leicht, in absolutem Alcohol schwer, in Äther aber unlösliche Körper. Sie reduzieren in ausgesprochener Weise Metalloxyde in alkalischer Lösung (z. B. Fehlingsche Lösung). Durch Mikroorganismen werden sie leicht zersetzt („Gärung") und zwar je nach Art des Gärungserregers zu Alkohol und Kohlensäure, oder zu Milchsäure, oder zu Buttersäure etc.

Die wichtigsten Vertreter sind

Glucose = Traubenzucker,
Fructose = Fruchtzucker.

Beide Zuckerarten zusammen finden sich im Saft der meisten süßen Früchte. Glucose ferner in vielen tierischen Säften und Geweben, im Harne Zuckerkranker etc., Fructose auch im Honig. Die beiden Körper unterscheiden sich voneinander durch ihre Konstitution, ferner durch ihr Verhalten der Polarisationsebene des Lichtes gegenüber.: Glucose ist „rechtsdrehend", Fructose „linksdrehend", daher man auch diese Körper als Dextrose und Lävulose voneinander unterscheidet. Lävulose reduziert Fehlingsche Lösung weniger stark als Glucose. In diese Gruppe gehören auch: Galaktose und Mannose.

Disaccharide (Saccharobiosen, Rohrzuckergruppe). Denken wir uns zwei Moleküle der Monosaccharidgruppe unter Austritt eines Moleküls Wasser aneinander gelagert, so entsteht ein Disaccharid.

$$2\ (C_6H_{12}O_6) - H_2O = C_{12}H_{22}O_{11} = \text{Rohrzucker.}$$

Es ist dies eine Verschmelzung unter Wasseraustritt (Anhydridbildung), ein Vorgang, der bei der Entstehung der für den Organismus so wichtigen hochmolekularen Verbindungen eine sehr große Rolle spielt. Die Disaccharide schmecken auch süß, und zeigen ähnliche Löslichkeitsverhältnisse wie die Monosaccharide. Dabei sind sie haltbarer,

[1]) Daß bei niederen Pflanzen auch andere Assimilate, wie z. B. Fett, vorkommen, spielt für uns keine Rolle.

der Zerstörung durch Mikroorganismen weniger ausgesetzt als diese. Wie sie aus zwei Molekülen von Monosacchariden unter Wasseraustritt entstanden sind, so können sie auch wieder unter Wasseraufnahme in Monosaccharide zerfallen. Ein solches Zerfallen anhydritischer Kondensprodukte, in ihre Bestandteile, unter Zurückgewinnung des eingebüßten Wassers, nennt man **hydrolytische Spaltung** oder **Hydrolyse.** (Das aufgenommene Wasser wird nämlich hierbei in Wasserstoff und Hydroxyl, OH, zerlegt.) Diese Hydrolyse könnte theoretisch bei bloßer Anwesenheit etwa von Rohrzucker und Wasser vor sich gehen. In Wirklichkeit aber bedürfen wir noch eines Agens, das, ohne an der Spaltung selbst teilzunehmen, d. h. ohne späterhin im Produkt der Spaltung enthalten zu sein, sozusagen das Wassermolekül in das Rohrzuckermolekül hineintreibt, dieses zersprengend: Kochen wir Rohrzucker in verdünnter Salzsäure, so zerfällt er in seine beiden Monosaccharidkomponenten.

Rohrzucker ist im Pflanzenreich sehr verbreitet (Stengel des Zuckerrohrs, der Zuckerhirse, Wurzeln der Zuckerrübe, der Mohrrübe, im Stamme einiger Palmen- und Ahornarten etc.). Er reduziert Fehlingsche Lösung nicht, auch vergärt er nicht unmittelbar mit Hefe (nach Spaltung natürlich wohl). Seine Spaltung wird Inversion genannt, denn er selbst ist stark rechtsdrehend, sein Spaltungsprodukt („Invertzucker") ist linksdrehend. Invertzucker ist ein Gemisch von Glucose und Lävulose, in dem die Linksdrehung überwiegt. (Lävulose dreht stärker links, als Glucose rechts.)

Zur gleichen Gruppe gehören:

Milchzucker (Lactose, Lactobiose). Wie der Name andeutet, findet sich dieser Körper in der Säugetiermilch. Bei seiner Hydrolyse entsteht Galaktose und Glucose. Er schmeckt schwach süß und ist rechtsdrehend. Gewisse Hefen vergären ihn nicht. Er reduziert Fehlingsche Lösung.

Malzzucker (Maltose, Maltobiose). Der vergärungsfähige Zucker der Bierwürze etc. (vgl. Polysaccharide). Rechtsdrehend. Reduziert Fehlingsche Lösung, jedoch schwächer als Glucose. Bei seiner Hydrolyse entstehen 2 Moleküle Glucose.

Die Mono- und Disaccharide krystallisieren.

Trisaccharide (Kondensprodukte dreier Monosaccharidmoleküle, z. B. Melitriose oder Raffinose $C_{18}H_{32}O_{16} + 5H_2O$). Geschmacklos, reduziert Fehling nicht. Hydrolyse ergibt d-Fructose und Melibiose, welch letztere weiterhin in Galaktose und d-Glucose zerfällt.

Polysaccharide (Cellulosegruppe).

In dieser Gruppe fassen wir alle Kohlehydrate zusammen, welche durch Zusammentritt einer größeren Zahl Moleküle von Monosacchariden, je unter Austritt eines Moleküls Wasser, als entstanden zu denken sind. Die Zahl der zusammentretenden einfachen Moleküle ist unbekannt.

$$X(C_6H_{12}O_6 - H_2O) = X(C_6H_{10}O_5).$$

Ihr für die Physiologie wichtigstes Merkmal ist auf die Größe ihrer Moleküle zurückzuführen: Manche unter ihnen vermögen sich wohl in Wasser zu lösen, allein, wie bei allen Körpern mit großen Molekülen, entstehen lediglich „kolloidale" Lösungen. Solche kolloidale Lösungen müssen wir auffassen als eine Aufschwemmung kleiner Teile im lösenden Medium. Sie vermögen nicht durch Membranen zu diffundieren (vgl. Absorption).

Manche Polysaccharide sind in Wasser gar nicht löslich, quellen aber darin auf (besonders in warmem Wasser), endlich sind manche durch Wasser überhaupt nicht veränderbar. In Alkohol und Äther sind alle Polysaccharide unlöslich. Es sind nicht krystallinische, geschmacklose Körper.

1. Die Stärkegruppe $(C_6H_{10}O_5)X$.

Stärke (Amylum). Im Pflanzenreiche sehr verbreitet, tritt sehr oft in Form von Körnchen in den Assimilationsorganen der grünen Pflanzenteile auf; wird dann von der Pflanze durch „Fermente" (siehe unten), analog der hydrolytischen Spaltung durch Kochen mit Säuren, in Glucose übergeführt, als solche durch den Säftestrom in die Organe gebracht. Daselbst, und zwar besonders in den Reservestoffbehältern, wird wieder Stärke aus dem Zucker gebildet, durch Tätigkeit von Organen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit den „Chloroplasten", den Erzeugern erster Assimilate, haben, den „Leukoplasten" oder „Stärkebildnern". So finden wir in diesen Reservestoffbehältern zuweilen sehr ansehnliche Mengen Stärke oder Stärkemehl. (In Wurzeln, Knollen, z. B. Kartoffeln, Endosperm, Keimblättern usw.)

„Die Stärke ist ein weißes, geruch- und geschmackloses Pulver, welches aus kleinen Körnchen besteht, die eine geschichtete Struktur und eine bei verschiedenen Pflanzen verschiedene Form und Größe haben. Der gewöhnlichen Annahme nach, bestehen die Stärkekörner aus zwei verschiedenen Substanzen, Stärkegranulose und Stärkecellulose" (Hammarsten). Beide Bestandteile unterscheiden sich, was ihre Löslichkeit anbetrifft, voneinander, und zwar gilt das auch bezüglich ihrer Verdaulichkeit. Nach Maquenne und Roux[1]) stellt die Granulose 80—85 % des Körpers dar und vermag sich in Alkali oder in überhitztem Wasser zu lösen, während die Stärkecellulose (Amylopektin) in kochendem Wasser, ohne sich zu lösen, aufquillt. In warmem Wasser quellen die (ganzen) Körner auf und platzen (Kleister). In kaltem Wasser erfolgt keine Lösung. In Alkohol und Äther ist Stärke unlöslich, so daß aus ihren Lösungen (Kleister) die Stärke durch diese Mittel gefällt werden kann. Stärke reduziert nicht Fehlings Lösung und ihre Lösung ist nicht gärungsfähig. Charakteristische Reaktion mit Jod: schön dunkelblaue Färbung, die in der Wärme schwindet, beim Erkalten wiederkehrt.

Sieden mit verdünnten Säuren bedingt „Verzuckern" der Stärke; es entsteht unter anderem Glucose. Weitere Eigentümlichkeiten dieser Spaltung lernen wir gelegentlich der Stärkeverdauung kennen.

Inulin $(C_6H_{10}O_5)X + H_2O$) vertritt in manchen Reservestoffbehältern die Stärke (unterirdische Teile vieler Kompositen, besonders in den Wurzeln von Inula helenium, den Knollen der Dahlien, der Helianthusarten etc.). „Das Inulin bildet ein weißes, stärkeähnliches, aus kleinen Sphärokrystallen bestehendes Pulver, das in warmem Wasser ohne Kleisterbildung leicht löslich ist. Beim Erkalten scheidet es sich langsam ab. Die Lösung ist linksdrehend, wird von Alkohol gefällt und von Jod nur gelb gefärbt. Beim Sieden mit verdünnter Schwefelsäure liefert es als alleiniges Monosaccharid linksdrehenden Fruchtzucker." (Hammarsten.)

Glykogen, tierisches Stärkemehl, von gleicher allgemeiner Formel wie Stärke. (Nach E. Külz und Bornträger vielleicht $6(C_6H_{10}O_5)$

[1]) Maquenne, L. et Eug. Roux, Ann. Chim. Physique (8) T. 9, 1906, p. 179. Vgl. auch: Maquenne, C. R. Acad. Sc. Paris T. 146, 1908, p. 317 usw.

+ H_2O.) Das Glykogen ist im Tierreiche sehr verbreitet und wird auch im Pflanzenreiche nicht vermißt (besonders in Pilzen). Bei erwachsenen Wirbeltieren findet es sich hauptsächlich in der Leber, in kleineren Mengen in den Muskeln, übrigens aber in den allermeisten Geweben des Tierkörpers, wenn auch nur in geringen Mengen. Neben seiner Bedeutung als Bestandteil tierischer Nahrung, werden wir ihm oft als Reservestoff auch bei einer großen Zahl Wirbelloser begegnen. „Das Glykogen stellt ein amorphes, weißes, geschmack- und geruchloses Pulver dar. Mit Wasser gibt es eine opalisierende Lösung." (Hammarsten.) Die Lösung ist rechtsdrehend. „Von Jod wird die Lösung, besonders nach Zusatz von etwas Kochsalz, weinrot gefärbt." Sie reduziert nicht Fehlingsche Lösung, ist durch Alkohol fällbar. Kochen mit verdünnter Mineralsäure hydrolysiert Glykogen zu Glucose.

2. Die Cellulosegruppe $(C_6H_{10}O_5)X$.

„Cellulose (Zellstoff) nennt man dasjenige Kohlehydrat oder Kohlehydratgemenge, welches den Hauptbestandteil der pflanzlichen Zellwandung darstellt. Dies gilt wenigstens von der Wand der jungen Zellen, während in der Wand der älteren Zellen die Cellulose reichlich von „inkrustierender Substanz", sog. Lignin, durchwachsen ist." (Hammarsten). Eigentliche Cellulose ist im Ganzen schwer löslich: Unlöslich ist sie in kaltem und heißem Wasser, in Alkohol und Äther, verdünnten Säuren und Alkalien. Löslich nur in Kupferoxydammoniak (Schweitzersches Reagens). Reaktion: Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure; es entsteht „Amyloid", das sich mit Jod blau färbt. Blaufärbung wird auch bei gleichzeitiger Einwirkung von Jod und bestimmten Salzen, wie Chlorzink, erzielt (Chlorzinkjodlösung als Reagens auf Cellulose).

Hydrolysierung. Durch Behandlung mit starker Schwefelsäure bei gewöhnlicher Temperatur, darauf Verdünnen mit Wasser und längere Zeit Kochen, erhält man Glucose [1]).

Es gibt nun eine ganze Anzahl verschiedener Cellulosen, die sich — wie wir sehen werden — den verdauenden Säften gegenüber verschieden verhalten. Sie unterscheiden sich im wesentlichen durch ihre Löslichkeit. So scheinen besonders leicht verdaulich die Zellmembranverdickungen zu sein, die sich z. B. in Endospermien der Samen [2]) finden. Sie werden beim Keimprozeß gelöst und gelangen zur Verwendung. Man nennt sie Reservecellulosen. Die Membran der Reservezellen kann derart verdickt werden, daß sog. „vegetabilisches Elfenbein" (Frucht der Elfenbeinpalme, Phytelephas macrocarpa) entsteht. Bei Tropäolum und Päonia findet sich im Endosperm auch Amyloid (mit Jod blau).

Besonders leichtlösliche Cellulosen, die sich nämlich zum Unterschied von gewöhnlicher Cellulose beim Sieden mit stark verdünnter Mineralsäure (z. B. Schwefelsäure 1,25 %) hydrolysieren lassen, faßt E. Schulze unter dem Namen „Hemicellulosen" zusammen. Zu ihnen gehören jene Reservecellulosen (vgl. Czapek, Biochemie der Pflanzen, Jena, Fischer, 1905, Bd. 1, S. 522).

3. Die Gummi- und Pflanzenschleimgruppe $(C_6H_{10}O_5)X$.

Wir unterscheiden zwei Hauptgruppen dieser Polysaccharide: 1. die Dextringruppe, 2. die Pflanzengummigruppe.

---

[1]) Z. B. Flechsig, E., Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 7, 1882/83, S. 522.
[2]) Reservestoffbehälter im Samen, für den Keimling.

a) Dextrine. Sie stehen in naher Beziehung zu der Stärke und kommen für uns nur als Zwischenprodukte ihrer Spaltung in Betracht.

Dextrin, Stärkegummi, entsteht z. B. beim Erhitzen von Stärke auf 200—210° C. Unter den Dextrinen, die bei der Hydrolyse der Stärke entstehen, ist vor allem Erythrodextrin zu nennen, ein mit Jod sich rot färbender Körper. Schreitet die Hydrolyse nun weiter, so verschwindet die Rotfärbung völlig, ein Zeichen, daß sich Achroodextrin gebildet hat. Die weiteren Spaltprodukte nennen wir weiter unten. Jedenfalls wird auch das Achroodextrin gespalten und liefert das „Restdextrin" der Spaltung, Maltodextrin, das nicht mehr verändert wird.

Die Dextrine stellen amorphe, weiße oder gelblich-weiße Pulver dar, die in Wasser leicht löslich, in Alkohol fast, in Äther ganz unlöslich sind; sie sind nicht gärungsfähig. Reine Dextrine sollen auch reduzieren.

b) Pflanzengummi- und Pflanzenschleimarten sind „in dem Pflanzenreiche vorkommende Naturprodukte, die teils aus gewissen Pflanzen als amorphe, durchscheinende Massen zur Ausscheidung gelangen und teils in gewissen Pflanzenteilen, wie in Holz und Samen enthalten sind." (Hammarsten) Ihre Hydrolyse liefert neben Hexosen auch Pentosen (sie sind also wohl Gemische und nicht ausschließlich $(C_6H_{10}O_5)X$).

B. Die Pentosen.

Zu den Pentosen $C_5H_{10}O_5$ leiten uns die Gummiarten schon über, da aus ihnen ja solche Pentosen entstehen. Die Pentosen werden durch Hydrolyse aus einer Gruppe „typischer pflanzlicher Gerüstsubstanzen", den Pentosanen, abgespalten, die also bei der Hydrolyse, Pentosen (das sind Monosaccharide mit 5 C-Atomen) liefern, gleichwie etwa die von Glucose herzuleitende Cellulose eben Glucose bildet. Wichtig für uns ist das Xylan des Holzes (in Buchenholz, dessen Trockensubstanz hiervon 23—33 % enthält). Seine Hydrolyse liefert Xylose.

Die Pentosen reduzieren, sind jedoch im allgemeinen nicht gärungsfähig. Probe: Lösung mit gleichem Volum konzentrierter Salzsäure versetzt und etwas Phloroglucin in Substanz zugesetzt und erhitzt: schön kirschrote Färbung. Eine andere Reaktion ist die, bei der man anstatt Phloroglucin, Orcin sonst in gleicher Weise nimmt. Färbung: rötlichblau, später blaugrün (spektroskopische Absorptionsstreifen zwischen C und D).

Beispiel: Xylose (Kochen von Holzgummi mit verdünnten Säuren), krystallisiert, löst sich leicht in Wasser, schwer in Alkohol und ist schwach rechtsdrehend.

Die Pflanze vermag aus den Kohlehydraten eine Reihe von anderen Stoffen zu bilden, deren sie bedarf, und die auch als Nahrungsmittel für die Tiere in Betracht kommen:

II. Die Fette.

Die Art der Umsetzung soll uns nicht beschäftigen, nur sei hier schon bemerkt, daß auch der tierische Organismus Fett aus Kohlehydraten herzustellen vermag.

Die Fette sind Verbindungen fetter Säuren mit dem dreiwertigen Alkohol Glycerin. Sie sind typische Ester, d. h. Verbindungen, die man einem Salze vergleichen könnte, nur daß statt des Metalls ein Alkoholradikal den verdrängbaren Wasserstoff der Säure ersetzt.

Die Fettsäuren haben die allgemeine Formel $C_nH_{2n+1}COOH$, das ist ein Alkoholradikal mit einer Karboxyl- oder Säuregruppe verbunden. Der Wasserstoff dieser Gruppe wird verdrängt durch das Radikal des Glycerins $C_3H_5(OH)_3$ [1]) und da dieser eben dreiwertig ist, so bedarf er zu seiner Sättigung dreier Moleküle Fettsäure. Wir erhalten als allgemeine Fettformel: $3\,(C_nH_{2n+1}COO) - C_3H_5$.

Die Fettsäuren, die in der Ernährung eine Rolle spielen, sind ziemlich hochmolekulär; die wichtigsten Fettsäuren dieser Art sind

Palmitinsäure $n = 15$, also $C_{15}H_{31}COOH$,
Stearinsäure $n = 17$, also $C_{17}H_{35}COOH$.

Dann ist von Bedeutung eine ungesättigte Fettsäure, d. i. eine Fettsäure, weniger 2 Atomen Wasserstoff ($C_nH_{2n-1}COOH$). Es handelt sich um die Oleinsäure $C_{17}H_{33}COOH$ [2]).

Die Entstehung des Esters, oder, wie man sagt, des Neutralfettes aus diesen Säuren mag folgende Gleichung veranschaulichen:

$$\begin{array}{l} 3\,(C_{17}H_{35}COOH) + C_3H_5(OH)_3 = \\ \quad\text{Stearinsäure} \qquad\quad \text{Glycerin} \\ \left.\begin{array}{l} C_{17}H_{35}COO \\ C_{17}H_{35}COO \\ C_{17}H_{35}COO \end{array}\right\rangle C_3H_5 + 3H_2O \\ \quad\text{Stearin (Tristearin)} \end{array}$$

Also auch hier findet Verkupplung der Gruppen unter Wasseraustritt statt. Stearin, Palmitin, Olein bilden als Gemenge [3]) die meisten tierischen und pflanzlichen Fette. Palmitin und Stearin sind noch bei Körpertemperatur der Säugetiere fest, Olein flüssig. Je mehr ein Fett also im Verhältnis Olein enthält, desto weicher wird es sein, desto niedriger sein Schmelzpunkt. Als Beispiel der Zusammensetzung eines bekannten Fettes soll hier diejenige der Butter folgen:

Wasser	Palmitin	Stearin	Olein	Butyrin u. ähnl.	Casein	Salze
11,83	16,83	35,39	22,93	7,61	0,18	5,22

Da die Fette aus der Vereinigung zweier Gruppen, unter Wasseraustritt entstehen, so können auch sie auf dem Wege der Hydrolyse gespalten werden. Dies geschieht durch Kochen mit starken Alkalien. Die freiwerdenden Fettsäuren verbinden sich mit den Alkalien (z. B. beim Kochen mit NaOH, mit dem Natrium) zu wasserlöslichen Seifen.

Reine Fette oder Fettsäuren sind nicht wasserlöslich; sie können aber bei Gegenwart gewisser Körper, wie Seife, zur Emulsion gebracht werden. Schüttelt man einen Öltropfen in Wasser mit etwas Seife, so zerteilt sich das Öl zu äußerst feinen Tröpfchen, die sich gleichmäßig im Wasser verteilen, eine Milch oder Emulsion bildend. Statt Seife hätten wir auch andere Substanzen, z. B. Mandelextrakt nehmen können. Hier ist ein Ferment „Emulsin“ wirksam. Im übrigen lösen sich die Fette in siedendem Alkohol und scheiden sich beim Erkalten ab: leicht lösen sie sich in Äther, Benzol, Chloroform und schwärzen sich mit Überosmiumsäure.

Fettsäuren verhalten sich in allen diesen Dingen wie die Neutral-

---

[1]) Allgemeine Formel $C_nH_{2n-1}(OH)_3$.
[2]) Mit Jodwasserstoff erhitzt liefert sie Stearinsäure.
[3]) Dazu einige weniger wichtige Fette.

fette. Sie reagieren aber naturgemäß sauer und geben die durch das Glycerin bedingten Reaktionen nicht[1]). —

Anschließend an die Fette haben wir das Bienenwachs zu nennen. Es kommt in einem bestimmten Falle als tierisches Nahrungsmittel in Betracht (Galleria melonella, die Bienenmotte). Wir werden auf diesen Stoff eingehen, wenn wir die Ernährung der Bienenmotte besprechen. Wachs ist ein Gemenge, von dem ein Teil sich in Alkohol löst (Cerotinsäure in siedendem Alkohol, und Cerotin, seinerseits wohl im Gemenge, in kaltem Alkohol löslich). Unlöslich in Alkohol ist hauptsächlich das Myricin, ein fettähnlicher Körper (Palmitinsäureester des einwertigen Myricylalkohols $C_{30}H_{61}OH$).

Nicht ganz ohne Bedeutung für uns sind einige fettähnliche Körper (sog. Lipoide), vor allem das Cholesterin, mit dem wir uns noch beschäftigen werden.

III. Eiweißartige Substanzen (Albuminoide).

Die Bildung eiweißartiger (stickstoffhaltiger) Substanzen ist die wesentlichste Aufgabe, welche die Pflanze für das Tier leistet. Denn Eiweißkörper sind die Träger des Lebens, und kein Tier vermag, soweit wir das wissen, aus den oben genannten Nährstoffen Eiweiß herzustellen; nur die Pflanze kann es. Die Art der Bildung ist uns unbekannt. Den Stickstoff entnimmt die Pflanze den salpetersauren Salzen des Bodens etc.

Die Eiweißkörper bilden eine große Familie wohl charakterisierter Substanzen, die aus folgenden Elementen bestehen (Hammarsten):

C 50,6—54,5 %,
H 6,5—7,3 %,
N 15—17,6 %,
O 21,5—23,5 %,
S 0,3—2,2 %,
P 0,42—0,85 % (wenn überhaupt vorhanden).

Was sind Eiweißkörper[2])? Den komplizierten Bau der Eiweißkörper erkennt man am deutlichsten, wenn man sie „tiefgreifenden" Spaltungen unterzieht. Dies kann z. B. durch Hydrolyse wie bei den Kohlehydraten geschehen (Behandeln mit siedenden Säuren). Man erhält schließlich eine größere Anzahl sogenannter Aminosäuren. Allgemein definiert, handelt es sich hierbei um organische Säuren, teils Methan- teils Benzolderivate, bei denen Wasserstoffatome des (Alkohol- oder Benzol-) Radikals durch die Aminogruppe NH_2 ersetzt sind. Die einfachste derartige Verbindung leitet sich ab von der Essigsäure = CH_3—COOH (Methyl. CH_3 = das Alkoholradikal des Methans CH_4, mit der Säuregruppe COOH vereinigt); wird nun ein H-Atom des Methyls durch NH_2 ersetzt, so erhalten wir

$$CH_2(NH_2) - COOH \text{ oder } H - \overset{\overset{NH_2}{|}}{\underset{\underset{H}{|}}{C}} - COOH$$

Aminoessigsäure, Glykokoll oder Glycin. Solche Säuren können sich komplizieren, können Schwefel enthalten usw. Neben dem Glykokoll

[1]) Im Ganzen nur für die Säuren der tierischen Fette gültig.

[2]) Diese Dinge können hier nur angedeutet werden; vgl. z. B. Cohnheim, Chemie der Eiweißkörper, Braunschweig, Vieweg 1904, A. 2.

hat man in den Spaltprodukten eine ganze Reihe derartiger Säuren gefunden. Ich will nur diejenigen nennen, mit denen wir zu tun haben werden.

Leucin $C_6H_{13}NO_2 = (C_5H_{10}(NH_2)COOH)$, Aminocapronsäure.
Tyrosin $C_9H_{11}NO_3$, Oxyphenylaminopropionsäure (Phenolderivat).
Tryptophan. Indolaminopropionsäure $C_{11}H_{12}N_2O_2$.

Es sind dies die drei „populärsten" Aminosäuren, weil sie leicht nachweisbar sind. In der Verdauungslehre der wirbellosen Tiere spielen im ganzen nur sie eine Rolle.

Neuerdings ist es E. Fischer[1]) gelungen, zu beweisen, daß in der Tat die Eiweißkörper vornehmlich aufzufassen sind, als Verkuppelungen mehrerer Aminosäuren unter Wasserverlust[2]).

Der Beweis wurde erbracht durch synthetische Herstellung von Körpern, die aus zwei bis mehreren Aminosäuren bestehen, seien das nun gleiche oder verschiedene Aminosäuren miteinander: Di- und Polypeptide.

Die „gemischten höheren Polypeptide stimmen in allem wesentlichen mit den einfachsten Eiweißkörpern, den Peptonen, überein". Noch zwingender wird die Beweisführung durch den Befund, daß man bei vorsichtigem Abbau von Eiweiß, Dipeptide erhalten kann, die mit den synthetisch gewonnenen identisch sind (Fischer und Abderhalden)[3]).

Neben den genannten Aminosäuren wären noch andere Stoffe unter den Spaltprodukten des Eiweißes zu nennen (Harnstoff, Ammoniak u. a.), doch werden wir uns in diesem Bande nicht viel mit ihnen zu beschäftigen haben.

Diese zahlreichen Bausteine bilden, in verschiedener Weise mit einander vereinigt, die große Mannigfaltigkeit der existierenden Eiweißkörper, auf die wir hier nur kurz einzugehen haben.

Vorab einige wenige Worte über allgemeine Eigenschaften der Eiweißkörper. Die eigentlichen Eiweiße sind kolloidale Körper. Viele von ihnen gehen in Lösung, allein es handelt sich dabei um „kolloidale" Lösungen, die nicht durch tierische Membranen diffundieren und welche das Ultramikroskop nach Raehlmann und anderen, als Aufschwemmung kleinster Teilchen erkennen läßt. Die Eiweißarten zeigen eine Reihe von Eigenschaften, die man zu ihrer Erkennung gebrauchen kann. Vor allem zeichnen sie sich durch eigenartige Fällbarkeit aus: Einmal werden viele lösliche Eiweißkörper durch eine Reihe von Substanzen (Alkohol, viele Säuren, manche Metallsalze, wie Sublimat), dann durch Wärme in eine unlösliche Form übergeführt („denaturiert"). Der entstehende Niederschlag löst sich nach Beseitigung des Fällungsmittels nicht wieder auf. Ferner aber kann — und das ist für die Kolloidnatur der Eiweiße charakteristisch — den löslichen Eiweißen das Gelöstsein unmöglich gemacht werden, wenn man der Lösung etwa Neutralsalze hinzusetzt, die mit den Eiweißen gar nicht reagieren. Die meisten löslichen Eiweiße und ihre

[1]) Die Resultate wurden in einer großen Zahl Einzelpublikationen niedergelegt, die in den Ber. deutsch. chem. Ges. erschienen. Doch finden sie sich auch in den neueren Lehr- und Handbüchern.

[2]) Z. B. 2 mal $\underbrace{CH_2(NH_2)COOH}_{\text{Glycin}} = \underbrace{H_2N\,CH_2\,CO + - NH + CH_2\,COOH}_{\text{Glycylglycin}} + H_2O$.

An den mit + bezeichneten Stellen, hat, unter Austritt von Wasserbestandteilen, die Verkuppelung stattgefunden.

[3]) Größtenteils nach Cohnheim, Die Physiologie der Verdauung und Ernährung 1908.

noch hinreichend hochmolekularen Spaltprodukte verlangen zu ihrer Lösung ein salzarmes Wasser; durch mehr oder weniger Zusatz von Salzen, wie Kochsalz, Magnesiumsulfat etc. können sie gefällt werden. Der Niederschlag ist in Wasser, das die nötige Salzarmut aufweist, wieder löslich: die Körper sind durch diese Fällung (sog. „Aussalzen") nicht denaturiert. Manche Eiweiße (Globuline) verlangen, um in Wasser gelöst sein zu können, auch einen gewissen, allerdings nicht sehr hohen, Salzgehalt des Wassers: sie fallen aus, wenn man ihnen das Salz ganz entzieht, und lösen sich wieder, auf Zusatz des Salzes. Von den vielen Farbreaktionen auf Eiweiß seien nur drei genannt.

Millonsche Reaktion. Eine Lösung von Quecksilber in Salpetersäure, welche etwas salpetrige Säure enthält, gibt in Eiweißlösung einen Niederschlag, welcher besonders beim Erhitzen sich rot färbt.

Xanthoproteinreaktion. Mit starker Salpetersäure nehmen die Eiweißkörper beim Erhitzen gelbe Färbung an, die bei Übersättigung mit Alkali orange wird.

Biuretprobe. Zusatz von Alkalilauge und tropfenweis von verdünntem Kupfersulfat: es tritt rot- bis blauviolette Färbung auf. Produkte wenig tiefgreifender Spaltung des Eiweißes, Albumosen, Peptone, aber auch mehrere synthetische Polypeptide geben diese Reaktion, unter Vorherrschen der roten Farbe.

Die verschiedenen Arten der Eiweißkörper haben für uns wenig Bedeutung. Es genügt zu wissen, daß wir 1. echte Eiweißkörper unterscheiden, welche besonders als Bestandteile tierischer Flüssigkeiten vorkommen (Eierklar, Blutflüssigkeit etc.). Von ihnen müssen wir scheiden die Produkte der Gerinnung solcher Eiweißkörper, die ja wie gesagt chemisch verändert (denaturiert) sind. Ich nenne hier gekochtes Eierklar, dann Blutfibrin, den Blutfaserstoff des Wirbeltierbluts. Es entsteht durch Gerinnung eines echten, globulinähnlichen Eiweißkörpers der Blutflüssigkeit: des Fibrinogens. Dieses Fibrin hat für uns methodische Bedeutung, man bedient sich seiner mit Vorliebe als Objekt künstlicher Eiweißverdauung.

2. Phosphorhaltige Eiweißkörper sind z. B. das Casein der Milch, das Vitellin des Eidotters, sog. Nucleoalbumine.

3. Dann sind Verbindungen des Eiweißes von großer Bedeutung, Körper, die aus der Verbindung einer Eiweißgruppe mit irgend einer anderen Gruppe entstehen. Man nennt sie Proteide.

Die Verbindungen einer Eiweißgruppe mit Nucleinsäure nennt man Nucleoproteide (Nucleinsäure ist eine stickstoff- und phosphorhaltige organische Säure unbekannter Konstitution).

Die Verbindungen einer Eiweißgruppe mit einer Kohlehydratgruppe (Kohlehydrat oder Kohlehydratderivat) heißen Glykoproteide.

Endlich haben wir Verbindungen von Eiweiß mit Farbstoffen, z. B. das Hämoglobin, den roten Blutfarbstoff vieler Tiere.

Diese Proteide spielen im Bau der Organismen eine sehr große Rolle. So herrschen sie im Eiweiß des Protoplasmas ganz sicher vor. Die Kerne (vor allem die Chromosomen), sind reich an Nucleoproteiden, von stark saurem Charakter (daher wohl ihre Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen). Auch im Plasma finden sich nur Spuren von Albumin und ein wenig Globulin, hauptsächlich aber Nucleoalbumine (siehe oben) und Proteide, in einigen Fällen Glykoproteide, meist aber Nucleoproteide,

die sich jedoch von den Nucleoproteiden des Kerns wesentlich unterscheiden (ärmer an Phosphor, saurer Charakter nicht ausgeprägt) [1]).

Glykoproteide sind gleichfalls sehr verbreitet, besonders im Schleim vieler Tiere (Mucine, Mucoide) etc. Die Farbstoffproteide spielen wie gesagt eine Hauptrolle unter den Atmungsfarbstoffen des Blutes.

Zu nennen wären hier noch Spaltungsprodukte der Eiweißkörper, die noch Eiweißcharakter haben und die wir bei der Besprechung der Verdauung im allgemeinen, aufzählen wollen.

Nicht ohne Bedeutung für uns sind die eiweißähnlichen Substanzen, die sich aber doch soweit von den echten Eiweißkörpern unterscheiden, daß man sie, obgleich untereinander auch wesentlich verschieden, zu einer besonderen Gruppe vereinigt hat, welche den Namen Albumoide trägt. Vornehmlich handelt es sich hier um Substanzen des Stützgewebes höherer Tiere, z. B. das Kollagen des fibrillären Bindegewebes und anderer Stützelemente, das beim Kochen Leim gibt. Einige Autoren benutzen Leim (Gelatine) methodisch zur Untersuchung von Fermenten: Leim löst sich in warmem Wasser zu einer (nicht dialysierenden) Lösung, die bei genügender Konzentration in der Kälte wieder erstarrt. Von Fermenten wird dieser erstarrte Leim leicht in Lösung gebracht. Zu beachten ist aber bei der Untersuchung der Produkte solcher Verdauung, daß Leim nicht die gleichen Spaltungsprodukte gibt wie echte Eiweiße, es fehlt das Tyrosin.

Wichtig ist ferner das Keratin, Hornsubstanz, das einigen Wirbellosen, speziell Insekten zur Nahrung dient; wir werden, da sich spezifische Hornernährung auf die eine Tiergruppe beschränkt, das Wichtigste über diese Substanz an Ort und Stelle kennen lernen.

IV. Salze. Zu den genannten organischen Nahrungsstoffen kommen anorganische Salze, und zwar werden sie gebildet durch die Metalle Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen, Kupfer mit Phosphorsäure, Salzsäure, Kieselsäure, Schwefelsäure, Kohlensäure. Auch Wasser haben wir zu den unentbehrlichen Nährstoffen zu rechnen.

Allgemeines über die Nahrung der Tiere.

Über den Wert der einzelnen Nährstoffe ist folgendes zu bemerken. In erster Linie kann kein Tier ohne Wasser (und Salze) bestehen. Wir werden bei Tieren, die in trockenem Horn, Wachs oder Holz leben, die Frage zu beantworten haben, wie sie sich in den Besitz des nötigen Wassers setzen. Grandis und Muzio [2]) berechnen, daß Larven von Callidium sanguineum, die in Brennholz zu leben vermögen, schließlich mehr Wasser enthalten, als das gefressene Holz ihnen zu liefern vermag. Die Verfasser meinen, daß Wasser durch Verbrennen (Stoffwechsel) von Cellulose gewonnen wird. Ähnlich weisen Sieber und Metalnikow [3]) nach, daß bei der Bienenmotte Galleria melonella eine gewisse, trockene Ernährungs-

[1]) Ein Teil der eiweißartigen Stoffe von Kern- und Zellplasma zeichnet sich durch besonders geringe Lösbarkeit aus. Man nennt sie Plastine. Früher wurden sie als schwer lösliche Nucleinmodifikationen aufgefaßt. V. Růžička (Arch. Zellenforsch. Bd. 1, 1908, S. 587) kommt aber zum Resultat, daß sie den echten Eiweißkörpern näher stehen; sie wären also sozusagen als Gerüstsubstanz des Kern- und Zellplasmas aufzufassen, dessen „Spongioplasma" sie bilden sollen.

[2]) Arch. ital. Biol. T. 29, 1898, S. 315. Auf die Art, wie derartige Stoffe durch „Verbrennung" (Oxydation) im Stoffwechsel Wasser abzuspalten vermögen, können wir hier nicht eingehen.

[3]) Arch. ges. Physiol. Bd. 102, 1904 S. 269.

art nur dann ausreicht, wenn man ihr entweder Wasser oder Wachs zusetzt. Die Verfasser meinen, daß im letzteren Falle das notwendige Wasser aus dem Alkohol des Wachses stamme. (Bei Wirbeltieren ist im Hunger Wassergewinnung durch Oxydation der Nahrung und der Körpersubstanz bekannt.) Kurz, wenn sich obige Angaben bewahrheiten, so ist Wasser in dargetaner Weise ersetzbar. Für Eiweiß trifft das bei Tieren wohl keinesfalls zu, da es der tierische Organismus zwar aus Eiweißspaltprodukten und wahrscheinlich auch aus albumoiden Substanzen herstellen kann, nicht aber aus Stoffen, die sich vom Bau echten Eiweißes durchaus entfernen. (Bei vielen Tieren reichen nicht einmal albumoide Substanzen aus; und ob in den Hornsubstanzen, die, wie angedeutet, von manchen Insekten gefressen werden, nicht Spuren von Eiweiß sich befinden, läßt sich nicht in allen Fällen feststellen vgl. Sitowski, Bull. Acad. Sc. Cracovie 1905, der den Eiweißresten in den gefressenen Haaren eine Hauptrolle bei der Ernährung der Mottenlarven zuschreibt.) Eiweiß (bezw. seine Derivate) ist ein unersetzbares, notwendiges Nahrungsmittel aller Tiere; es ist eben das „Baumaterial" der Organismen, der Lebensstoff, ohne den Leben unmöglich ist. Während Eiweiß nun sowohl als Bau-, wie als Brennmaterial benutzt werden kann[1]), ja während sogar vom Organismus, aus Eiweiß, Zucker und wohl auch Fett gebildet werden kann (z. B. Weinland bei Calliphoralarven und -Puppen[2]), kommen Kohlehydrate und Fette lediglich als Brennmaterial (Gewinnung von Betriebsenergie) in Betracht. Sie können Eiweiß also niemals ganz ersetzen: Ohne Eiweißnahrung (N-haltige Nahrung) kein tierisches Leben. Daß umgekehrt N-freie Nahrung (Kohlehydrate und Fette) entbehrt werden können (von gewissen Tieren), geht schon daraus hervor, daß niedrigste Tierarten (gewisse Amöben) nur Eiweiß zu verdauen imstande sind.

Die Form, in der diese Nahrungsmittel von den Tieren aufgenommen werden, ist äußerst mannigfaltig und muß für jede Tiergruppe einzeln angegeben werden. Nur folgende allgemeine Begriffe müssen hier dargetan werden[3]). Während die nahrhaften Substanzen im Fleisch für den Verdauungsprozeß in der Regel offen daliegen, finden sie sich in der Pflanze in einer Unzahl kleiner Cellulosehüllen eingeschlossen, den Membranen der Pflanzenzelle. Für die Ausnutzbarkeit der Pflanzenkost kommen zweierlei Möglichkeiten in Betracht: Entweder das betreffende Tier verfügt über die Möglichkeit, die Cellulose aufzulösen (Krebse, Schnecken)[4]). Oder, ist das nicht der Fall, so beschränkt sich die Ausnutzung auf die Stoffe, die entweder gelöst durch die Cellulosemembran zu diffundieren vermögen, oder aber auf solche Elemente, welche in den beim Fressen mechanisch eröffneten, angebissenen Zellen enthalten sind.

Über die Nahrungsmittel selbst läßt sich allgemein nur sagen, daß fast jeder Pflanzen- und Tierteil und fast jedes Produkt des Pflanzen- und Tierlebens (Sekrete, Kot, Verwesungsprodukte etc.) als tierische Nahrung dienen kann. Selbst Stoffe wie Horn, Wachs und trockenes Holz sind hier nicht auszunehmen. Diese letzteren Substanzen bieten als Nahrungsmittel in ernährungsphysiologischer Hinsicht vielerlei des Interes-

[1]) Vgl. hierzu E. Pflüger, Arch. ges. Physiol. Bd. 50, 1891, Bd. 52, 1892.
[2]) Z. Biol. Bd. 49, 1907, S. 420; 1908, Bd. 51, S. 197.
[3]) Die wenigen Angaben über die Verteilung der einzelnen Nährstoffe auf die, Tieren zur Nahrung dienenden Beuteobjekte, deren wir zum Verständnis des speziellen Teiles bedürfen, findet der Leser an Ort und Stelle.
[4]) Dieses Auflösen der Zellmembranen kann auch durch Bakterien besorgt werden, die den Darm bewohnen.

santen. Wie wir hörten, ist es bezüglich der sich von ihnen ernährenden Tiere ein Problem, wie diese Tiere in solch wasserarmer Nahrung leben können. Ferner handelt es sich ja um Körper, die im allgemeinen der Verdauung den größten Widerstand entgegensetzen. Endlich sind alle drei auch nicht als vollwertige Nahrungsmittel aufzufassen: Könnten wir auch Horn verdauen, so würde es uns als „Albumoid" niemals das Eiweiß ersetzen können, wie wir hörten, usw. Für Horn und Wachs, die nur von Insekten als Nahrung aufgenommen werden, wollen wir das durchführen, wenn wir uns mit solchen Insekten beschäftigen. Holz dient einer mannigfaltigeren Fauna zur Nahrung, daher es wohl angebracht ist, hier einiges über seine Zusammensetzung zu sagen, natürlich nur, soweit es zum Verständnis der Ernährung mit Holz notwendig ist.

Das Holz[1]: Hauptbestandteile des Holzes sind Kohlehydrate: Cellulose, Hemicellulose, Pentosane (Xylan, bei Coniferen Mannan). In manchen Hölzern bilden diese Kohlehydrate etwa 80% der Gesamtmasse. Trotz beträchtlicher Mengen von Cellulose gibt Holz mit Chlorzinkjod keine Reaktion. Wurde das Holz aber zuvor durch parasitische Pilze verändert, so stellt sich alsbald die Reaktion ein. Die Cellulose ist also nicht in reinem Zustande vorhanden, sondern auf irgend welche Weise mit anderen Stoffen, sog. „inkrustierenden Substanzen"[2] verbunden. Die genannten Pilze geben uns zugleich einen Fingerzeig dafür, daß innerhalb der Lebewelt Fermente vorkommen, welche die Cellulose (und Pentosane) zu befreien vermögen, so daß sie der weiteren Verdauung anheimfallen können. Obwohl wir hinreichend Tiere kennen, die mehr oder weniger ausschließlich von Holz leben, ist uns solch ein Ferment bei ihnen nicht bekannt. Stickstoffhaltige Substanz findet sich im Holz in sehr geringen Mengen. Stets ist weniger als 1% Stickstoff vorhanden, der den „Markstrahlzellen oder anderen lebenden Holzelementen" angehören dürfte.

So zahlreich die Formen sind, unter denen die uns nunmehr bekannten Nahrungsmittel den Tieren zur Verfügung stehen, so mannigfach sind auch die Mittel der Tiere, sich die Nahrung zu verschaffen. Wir werden eine Fülle der verschiedensten Fang- und Greifapparate, Waffen und Gifte hierfür kennen lernen. Staunenswert kompliziert sind zum Teil die Einrichtungen, durch die ein Parasit sein Ziel erreicht, in das Wirtstier einzudringen. Und wie der Parasit, indem er sich bereichert, den Wirt schädigt, so finden wir Tiere, die sich ihren Lebensunterhalt mit Hilfe anderer Lebewesen verschaffen, denen sie aber nicht schaden, sondern im Gegenteil, denen auch sie zum Leben nützlich sind: ein solches Verhältnis nennen wir Symbiose. Wir werden Tiere kennen lernen, die in sich grüne oder gelbe Algenzellen beherbergen, die ihnen einen Teil der, durch pflanzliche Assimilation und pflanzlichen Stoffwechsel erworbenen, ernährenden Substanzen zukommen lassen, während auch die Tiere umgekehrt den Algen mancherlei bieten. Derartige Genossenschaften, auch zwischen Tieren untereinander, sind nicht ganz selten, so zwischen einem Einsiedlerkrebs und einer Seeanemone: Die Anemone schützt mit ihren Nesselorganen den Krebs, der sie dafür mit manchem Brocken und durch die Ortsbewegung schadlos hält. Genossenschaften ähnlicher Art sind auch die Tierstaaten, die uns bei den Insekten eingehend beschäftigen werden.

[1]) Eine genaue Darstellung der Chemie des Holzes findet man bei Fr. Czapek (Biochemie der Pflanzen, Jena, G. Fischer, 1905, Bd. 1).

[2]) Man hat als solche ein aromatisches Aldehyd „Hadromal" zu 1—2% gefunden, „Ligninsäuren" im Buchenholz, neben 64% Cellulose, zu 12% etc.

Auf Ernährungsmöglichkeiten, die gänzlich von dem bis jetzt für Tiere bekannten abweichen, wiesen in jüngster Zeit Pütter und M. Gräfin v. Linden hin. Pütter, den Substanzverbrauch einiger Seetiere berechnend oder schätzend, kam zum Schlusse, daß die geformte Nahrung, die ihnen in Gestalt der Kleinwelt des Meeres zur Verfügung steht, nicht ausreiche, den Bedarf zu decken. Er glaubte sich davon überzeugen zu können, daß Seewasser (Golf von Neapel) beträchtliche Mengen gelöster Kohlenstoffverbindungen enthalte, und glaubte, diese entstammten dem Stoffwechsel der Algen und bildeten die Hauptnahrung der Seetiere. Und zwar meinte er, daß zur Aufnahme dieser Stoffe nicht nur die Ernährungsorgane dienen, sondern auch die Körperoberfläche, soweit sie nicht durch irgend welche Hautverhärtung (Panzer etc.) hierzu außerstande sei (Kiemen etc.)[1]).

Gräfin v. Linden meint gefunden zu haben, daß Schmetterlingspuppen imstande seien, nach Art von Pflanzen, Kohlensäure im Licht zu irgend welcher organischen (ernährenden) Substanz zu assimilieren und dadurch ihr Trockengewicht zu erhöhen.

Beide Ansichten haben lebhaften Widerspruch erweckt. Man hat versucht zu zeigen, daß ihre experimentelle Basis fehlerhaft sei. Jedenfalls ist über diese Dinge, die, falls sie zutreffen sollten, sicherlich großes Interesse beanspruchen dürften, das letzte Wort noch nicht gesprochen.

Man wird es uns nicht verübeln wollen, wenn wir uns bei der Darstellung jener Anschauungen im einzelnen, gerade ihrer einschneidenden Wichtigkeit wegen, die größte Reserve auferlegen. Wir lehnen es aber ab, durch diese Reserve eine Kritik zu äußern, zu der hier nur der Experimentator ein Recht haben dürfte.

B. Allgemeines über den Darm.

Wir unterscheiden bei höheren Metazoen drei Hauptabschnitte des Darmes: Vorder-, Mittel- und Enddarm, Abschnitte, die sich ursprünglich (jedenfalls bei niederen Tieren), schon durch die Art ihrer Entwicklung voneinander unterscheiden: Der Mitteldarm ist der Teil, der aus dem Entoderm hervorgeht, Vorder- und Enddarm entstehen als Einstülpung des Ektoderms, die dem entodermalen Rohre von außen entgegenwachsen. Ob in allen Fällen die morphologisch-physiologische Unterscheidung dieser drei Abschnitte mit ihrer embryologischen Entstehung genau übereinstimmt, das ist eine Frage, der wir in der Regel keine Aufmerksamkeit werden widmen können. Bei niederen Cölenteraten findet sich ausschließlich ein entodermaler Darm. Bei Anthozoen gesellt sich hierzu eine Art ektodermalen Vorderdarmes, aber erst bei höheren Würmern und den meisten Echinodermen öffnet sich der Darm an seinem hinteren Ende, indem er durch einen Enddarm mit der Außenwelt in Verbindung tritt. Bis dahin war der Mund seine einzige Öffnung zur Nahrungsaufnahme und zum Ausstoßen der Verdauungsrückstände.

Wir wollen nun dazu übergehen, eine Übersicht über die Leistungen der Verdauungsorgane vornehmlich bei den Säugetieren zu geben.

C. Der Vorderdarm.

1. Die Nahrungsaufnahme. Der Vorderdarm mit seinen mannigfachen Anhangsbildungen dient vornehmlich der Nahrungsaufnahme. Er kann bei Ergreifen und Einführen der Nahrung auch durch Organe

[1]) Neuerdings: Pütter, August, Die Ernährung der Wassertiere durch gelöste organische Verbindungen, Arch. ges. Physiol. Bd. 137, 1911, S. 595.

unterstützt werden, die mit dem Darmtrakte in keinem oder nur scheinbarem Zusammenhange stehen: Bewegungsorgane (Gliedmaßen, z. B. bei Säugetieren die Vorderbeine, Hände) und deren Umwandlungsprodukte (Mundwerkzeuge der Arthropoden, Scheren der Krebse etc.), ferner durch besondere Fangarme oder Tentakel u. a. m. Das wichtigste Organ der Nahrungsaufnahme bei den Wirbeltieren ist der Mund. Er führt unmittelbar in eine Erweiterung des Vorderdarms, deren Waffen in den meisten Fällen untere und obere Zahnreihen sind, die zangenartig gegeneinander arbeiten. Bei anderen Wirbeltieren sind es die harten, scharfkantigen Ränder des Mundes selbst, welche Zangendienste leisten (Schnabel). So sind also Zähne oder Schnäbel, Organe, die Nahrung zu packen (gelegentlich tun das auch die weichen Lippen) und zu verletzen, d. h. die Beute zu töten, die Nahrung (allgemein) zu zerkauen.

Zu Lippen und Zähnen gesellt sich bei den meisten Wirbeltieren noch ein sehr bewegliches muskulöses Organ, die Zunge. Mannigfaltig an Form und Art, wie es im Mund der verschiedenen Wirbeltiere angebracht ist, dient das Organ verschiedenen Zwecken. Häufig ist es eine Art von Tentakel und wird vorgeschleudert oder vorgestoßen (Frosch, Chamäleon, Specht, Ameisenbär etc.). Dann wieder dient es, Flüssigkeiten aufzunehmen etc. Auch bei dem Verschlucken spielt es eine wichtige Rolle. Zur Aufnahme von Flüssigkeiten durch Wirbeltiere wird auch der negative Luftdruck verwandt, sei dieser nun durch Erweiterung bestimmter Teile der Mundhöhle selbst, oder durch den negativen Druck der sich dehnenden Atmungsorgane bedingt (Saugen und Schlürfen z. B. beim Menschen). Wir werden bei den Wirbellosen im wesentlichen die gleichen Hilfsmethoden bei der Nahrungsaufnahme in großer Mannigfaltigkeit und Variation finden, ohne daß mit dem Gesagten alle in Betracht kommenden Möglichkeiten erschöpft wären.

Der Kauakt im Munde beschränkt sich nicht auf die mechanische Zerkleinerung der Nahrung. Die Speicheldrüsen ergießen in den Mund der Säugetiere ein Sekret, das drei hauptsächliche Elemente enthält: Wasser, Schleim und Ferment. Das Wasser ist berufen, die Nahrung mit der zur Verdauung notwendigen Flüssigkeit zu vermischen. Insbesondere dient das Wasser auch dazu, ätzende oder schlecht schmeckende Stoffe zu verdünnen. So werden nach Pawlow beim Hunde nach Aufnahme solcher Stoffe, große Mengen eines nicht schleimigen, sondern wässerigen, dünnen Sekrets abgeschieden („Verdünnungsspeichel"). Der Schleim, ein Glykoproteid (Mucin), dient, die Bissen schlüpferig zu machen. Schleim wird (beim Hunde nach Pawlow) in besonders großen Mengen nach Darreichung trockener Substanzen sezerniert („Schmier- oder Gleitspeichel"). Dem Schleime verdankt der Speichel die Erscheinung des „Fadenziehens". An Fermenten finden sich im wesentlichen ein solches, das Stärke hydrolytisch spaltet („verzuckert"), daneben ein anderes, das Maltose in Glucose überführt (Mensch)[1]). Diese Fermente werden beim Kauakte innig mit den Nahrungsmitteln verknetet. Es ist bemerkenswert (im Hinblick auf gewisses, zu besprechendes analoges Verhalten bei manchen Wirbellosen), daß gerade die kohlehydratverdauenden Säfte oft räumlich mit den Kau- oder Knetorganen vereinigt vorkommen. Die Munddrüsen können bei manchen Tieren Gift produzieren.

[1]) Die vom Ptyalin gebildete Maltose dürfte aber größtenteils erst im Dünndarm in Glucose verwandelt werden (Dünndarmmaltase). Siehe auch Fußnote 4 auf S. 33.

Die Absonderung des Speichels unterliegt der Einwirkung des Nervensystems (siehe z. B. die erwähnte Anpassung des Speichels an die Nahrungsbeschaffenheit). Bei Säugetieren kommen verschiedene Speicheldrüsen vor, die nicht alle die gleichen Substanzen absondern. Manche dieser Drüsen (Parotis, ein Teil der kleinen Munddrüsen), produzieren keinen Schleim, sondern eine wässerige, fermenthaltige Flüssigkeit („seröse" Drüsen). Einige der kleinen Drüsen bilden nur Schleim. Sublingualis und Submaxillaris enthalten so Schleim- als seröse Drüsen [1]). Auf Mikroskopschnitten durch die Drüsen erkennt man diese Unterschiede, wenn man sich z. B. einer Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Eosin bedient. Die Schleimdrüsenzellen werden sich mit Hämatoxylin (blau), die serösen oder Eiweißdrüsenzellen mit Eosin (rot) färben.

Auf die Mundhöhle folgen Schlund (Pharynx) [2]) und Speiseröhre (Ösophagus). Wie der Darmtrakt im allgemeinen, so sind auch diese Teile mit starker Längs- und Ringmuskulatur versehen; durch wellenförmiges Nacheinander der Kontraktion seitens der Ringmuskulatur werden die Bissen in den Magen getrieben. Die Kontraktion beginnt am Schlund und läuft von da als Welle, der eine Erschlaffungswelle voraufgeht und folgt, bis zum Magen. Die Gesamtheit des Darmes führt solche Bewegungen aus. Man nennt sie „peristaltische" Bewegungen. Durch den von der Zunge eingeleiteten, in seinen Einzelheiten für uns bedeutungslosen Schluckakt, gelangt die Nahrung in die Speiseröhre. Hinter jedem Nahrungsbrocken beginnt die peristaltische Ringverkürzung; vor ihm (magenwärts) tritt Erschlaffung ein. Indem nun die Verkürzung magenwärts wandert, wird auch der Bissen in dieser Richtung verschoben. Es ist, als presse man den Inhalt einer weichen Wurst dadurch aus der Schale heraus, daß man Daumen und Zeigefinger ringförmig um die Wurst drückt, und mit beiden Fingern dann über die ganze Länge der Wurst hinstreicht. Diese Peristaltik ist eine überaus verbreitete, wenn auch bei Wirbellosen nicht die alleinige Methode der Fortbewegung des Darminhaltes. Modifikationen dieser Bewegung von seiten des Vorderdarms, dienen bei manchen Wirbelllosen übrigens auch dem Saugakte.

2. Der Kropf. Der Vorderdarm kann gelegentlich bei Wirbeltieren, (z. B. manchen Vögeln) und Wirbellosen, Erweiterungen bilden, in denen die Nahrung zeitweise gespeichert wird, ja in denen ein Teil der Verdauungsprozesse durch den aus dem Mitteldarm eingedrungenen Saft sich abspielen kann. Der übliche Name für solche Erweiterungen ist „Kropf" (Wirbeltiere. Schnecken, Insekten etc.). Bei manchen Wirbellosen hat sich an Stelle dessen der Name „Magen" eingebürgert, obwohl jede eigentliche Analogie zwischen dem Magen der Wirbeltiere und jenen Vorderdarmerweiterungen fehlt.

D. Die eigentlich verdauenden Darmteile (Magen und Mitteldarm).

Der eigentlich verdauende Teil des Darmes zerfällt bei den Wirbeltieren in eine Reihe von Abschnitten (den Magen und die verschiedenen Darmteile, wie Duodenum, Jejunum, Ileum), die sich aber nicht mit den Darmabschnitten bei wirbellosen Tieren analogisieren lassen. Wir wollen kurz die einzelnen Leistungsarten der verdauenden Darmteile zusammengenommen betrachten.

[1]) Genau gilt das für den Menschen; manche Säugetiere verhalten sich anders.

[2]) Der „Pharynx" der Wirbellosen läßt sich in seinen Funktionen mit demjenigen der Wirbeltiere kaum vergleichen.

1. Der verdauende Saft. Die Verdauung oder Auflösung der Nahrung kommt dadurch zustande, daß innerhalb des verdauenden Kanals die Nahrung mit einem Safte durchmischt wird, der ihr gegenüber lösende Eigenschaft hat. Wir werden weiter unten hören, daß die Wand des Darmrohres oder von ihr gebildete Drüsen diesen Saft liefern.

Allgemeine Eigenschaften der Fermente[1]). Die Lösung der Nahrung im Darmrohre beruht fast durchweg auf Fermentwirkung. Fermente lernten wir auch schon im Speichel kennen. Was ist ein Ferment? Fermente sind ihrem Wesen nach unbekannte Körper, die zwar stets mit echten Eiweißkörpern vergesellschaftet, nicht aber in ihrer Wirkung an sie gebunden oder gar mit ihnen identisch sind (eiweißfreie Fermentlösungen, E. Brücke). Bezüglich mancher Eigenschaften stimmen die Fermente mit den Eiweißkörpern überein. Zunächst sind es Kolloide. Sie dialysieren nicht und haben mit anderen Kolloiden gemeinsame Fällungsreaktionen: Aus wässeriger Lösung werden sie durch Alkohol, Aceton oder manche Salze gefällt. Durch Neutralsalze sind sie aussalzbar. Niederschläge, die durch das Ausfallen anderer in der gleichen Flüssigkeit gelöster Körper erzeugt werden, reißen sie zu Boden. Es genügt also, die Eiweißkörper (etwa Globuline), welche die natürlichen Fermentlösungen begleiten, auszufällen, um die Fermentlösungen unwirksam zu machen.

In wässeriger Lösung werden die Fermente durch Temperaturen von 60—80° zerstört, d. h. sie werden für immer unwirksam gemacht. Andererseits setzt ihre Wirkung auch eine gewisse Wärme voraus; welche Anforderung das Ferment mindestens an die Temperatur stellt, mag von der betreffenden Tierart abhängen, die es erzeugt. Doch scheint recht allgemein die günstigste Temperatur für die Wirkung der Fermente zwischen 35—40° C zu liegen (Säugetiertrypsin: 37—40°), auch dann, wenn unter natürlichen Bedingungen, eine solche Temperatur für sie gar nicht in Betracht kommt. Die Fermente wirken „spezifisch", z. B. rein dargestellte eiweißlösende Fermente lösen nicht auch zugleich Stärkemehl auf, und vice versa.

Art der Fermentwirkung: Die Verdauungsfermente bewirken Reaktionen, die theoretisch auch ohne Dazwischenkunft anderer Stoffe, Wasser ausgenommen, möglich wären, in praxi aber immer der unterstützenden Einwirkung gewisser Agenzien bedürfen. So der kombinierten Einwirkung von Wärme und Säure (durch Kochen mit Säure vermochten wir Stärke zu verzuckern etc.). Die Säure aber hat sich mit den Produkten solcher Lösung (etwa dem Traubenzucker) nicht verbunden, sie bleibt unverändert in der Lösung, der wir sie zusetzten, und vermag stets neue Mengen von Stärke zu verzuckern. Anders, wenn wir Zink etwa in Salzsäure auflösen. Dann verbindet sich lösender und gelöster Stoff zu etwas Neuem, zu einem Salz ($Zn + 2\,HCl = \underset{\text{Zinkchlorid}}{ZnCl_2} + 2\,H$).

Eine bestimmte Menge Salzsäure kann nur eine bestimmte Menge Zink auflösen. Die physikalische Chemie pflegt Körper, die einen chemischen Vorgang herbeiführen, ohne derart an den Umlagerungen teilzunehmen, daß man sie in den Endprodukten des Prozesses chemisch gebunden finden kann, Katalysatoren zu nennen. Ihre Mitwirkung bei dem Prozeß nennt man Katalyse. Rohrzucker beispielsweise, den wir durch

[1]) Unter anderen nach Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig, Engelmann, Aufl. 2, 1906, S. 364 ff.

Kochen mit Salzsäure „invertierten", könnte sich auch schon bei bloßer Gegenwart von Wasser spalten. Seine Spaltung (Inversion) ist ja eine Hydrolyse, d. h. ein Zerfall unter Wasseraufnahme. Ohne Anwendung unterstützender Mittel nimmt jedoch dieser Vorgang sehr lange Zeit in Anspruch. Wärme, also anhaltendes Erhitzen beschleunigt die Reaktion, noch mehr die gleichzeitige Anwesenheit von Salzsäure und überhaupt die Anwesenheit eines „invertierenden" Fermentes. Wärme, Salzsäure und Ferment beschleunigen also eine an sich mögliche Reaktion, und da der Invertzucker weder Bestandteile der Salzsäure noch im anderen Falle des Ferments gebunden enthält, so genügen diese Körper der Definition[1]), die wir von Katalysatoren[2]) gaben. Wenn wir dergestalt die Fermente mit Katalysatoren vergleichen und als wesentlichsten Vergleichungspunkt betrachten, daß beide Agenzien einen an sich möglichen Prozeß, ohne an seinem Endresultat teilzunehmen, beschleunigen, so wollen wir folgendes nicht vergessen: Es ist sehr wohl möglich, ja nach gewissen Daten wahrscheinlich, daß die Fermente während ihrer Wirkung mit den Körpern auf die sie einwirken, Verbindungen eingehen, die sie später wieder lösen. Ferner, wenn wir sagen, daß die Fermente einen an sich möglichen, aber langsamen Prozeß beschleunigen, so dürfen wir wiederum nicht übersehen, daß diese Langsamkeit derart ist, daß der Prozeß erst im „Unendlichen", d. h. praktisch gar nicht vor sich gehen würde: „Man kann Lösungen der Zuckerarten, der Eiweißkörper und Peptone noch so lang — jahre- und jahrzehntelang — aufbewahren, ohne daß man auch nur die Spur einer Spaltung an ihnen wahrnimmt"[3]).

Die Verdauungsfermente im einzelnen.

Man unterscheidet die Fermente voneinander nach der Substanz, die sie zu lösen vermögen, und benennt sie in der Regel nach ihnen. Wir wollen diejenigen aufzählen, die für uns Bedeutung gewinnen werden.

Name des Ferments	Stoff, den das Ferment verdaut
Proteasen (proteolytische Fermente)	Eiweiß
Erepsin	Albumosen, Peptone
Nuclease	Nucleinsäure
Amylase	Stärkemehl (roh oder gekocht)
Glykogenase	Glykogen (ob Amylase und Glykogenase sich vollkommen scharf voneinander trennen lassen, ist fraglich.)
Inulinase	Inulin
Cytase oder Cellulase	Cellulosen, Hemicellulosen
Invertin (oder Invertase, auch Saccharase)	Rohrzucker
Maltase	Maltose (scheint wohl stets neben Amylase vorzukommen, deren Spaltung der Stärke in Maltose, sie bis zur Glucose weiterführen dürfte.)

[1]) Nach Ostwald, Wilh., Vers. Ges. Naturf. Ärzte 1901.

[2]) Eines der bekanntesten Beispiele von Katalyse ist die Zündung von Gas durch Platinmohr.

[3]) Cohnheim, Otto, Die Physiologie der Verdauung und Ernährung. Berlin, Wien, Urban und Schwarzenberg 1908, S. 106, 107. Cohnheim sagt geradezu: „Die Bezeichnung der Fermente als Katalysatoren — im Sinne bloßer Beschleunigung — ist daher ungerechtfertigt."

Name des Ferments	Stoff den das Ferment verdaut
Lactase	Milchzucker
Xylanase	Xylan (des Holzes)
Raffinase	Raffinose
Lipase (steatolytische Fermente) etc.	Fette.

a) Proteasen. — Bei Säugetieren (und anderen Vertebraten) kennt man zwei Fermente, die Eiweiß zu verdauen imstande sind. Im Magen entfaltet Pepsin seine Wirkung. Es hat die Eigentümlichkeit, nur bei Anwesenheit freier Säure (Salzsäure) wirksam zu sein. Durch Pepsin-Salzsäure wird Eiweiß in Acidalbumin[1]) verwandelt. Hierbei quillt das Eiweiß auf und wird durchsichtig.

Wirkt das Pepsin-Salzsäuregemisch weiter auf das Acidalbumin ein, so wird dieses in einen Stoff verwandelt, der wasserlöslich ist, durch Neutralisation der Salzsäure nicht mehr gefällt wird, der jedoch durch Neutralsalze (Ammonsulfat) noch „aussalzbar" ist. Diese „Albumose", oder wie wir richtiger sagen sollten, diese „Albumosen", denn wir kennen eine ganze Gruppe solcher Körper, die bei der Verdauung von Eiweiß neben- und nacheinander entstehen, können durch eine Reihe von Fällungsmitteln aus wässeriger Lösung bei Zimmertemperatur gefällt werden (Salpetersäure, Ferrocyankali-Essigsäure). Die entstandenen Niederschläge verschwinden beim Erwärmen und treten in der Kälte wieder auf.

Mehr und mehr verlieren die Albumosen ihren kolloidalen Charakter; mehr und mehr Neutralsalz müssen wir ihren Lösungen zusetzen, um sie noch auszusalzen, mehr und mehr schwindet ihre Fällbarkeit („primäre" Albumosen werden durch Kupfersulfat gefällt, „sekundäre" nicht etc.).

Bei fortgesetzter Einwirkung der Pepsin-Salzsäure entstehen Körper, die noch die Biuretreaktion geben, die sich aber durch Ammonsulfat nicht mehr aussalzen lassen und durch Ferrocyankali nicht mehr gefällt werden. Wir nennen diese, immer noch eiweißartigen Substanzen, „Peptone"[2]). Wichtig für unsere Zwecke ist, daß, wenn man reines Pepsin (+ Salzsäure), nicht übertrieben lang, auf Eiweiß einwirken läßt, lediglich Albumosen und Peptone entstehen, nicht aber Produkte tiefergreifender Spaltung, so z. B. Tyrosin (oder Leucin), welche für die Verdauung durch Säugetierdarmsaft so charakteristisch sind. Die das Tyrosin enthaltenden Bestandteile des Eiweißmoleküls („Tyrosinkern") scheinen dem Pepsin gegenüber besonders resistent zu sein[3]).

In den Darm der Säugetiere (und allgemein der Wirbeltiere) ergießt die Bauchspeicheldrüse (das Pankreas) ein Fermentgemisch, das für uns großes Interesse hat: es ist nämlich recht ähnlich zusammengesetzt, wie der Verdauungssaft der meisten Wirbellosen. Das Gemisch enthält eine Protease, die sich sehr wesentlich vom Pepsin unterscheidet:

[1]) Acidalbumin (Syntonin) entsteht jeweils, wenn man Eiweiß in viel konzentrierter (Salz-) Säure löst. Der Körper ist in verdünnter Säure löslich und wird durch Neutralisation aus dieser Lösung gefällt; die Lösung gerinnt beim Sieden nicht. In Wasser und verdünnten Kochsalzlösungen ist Syntonin fast unlöslich.

[2]) Die genetischen Beziehungen aller dieser Körper untereinander sind keineswegs klar. Ich bemerke ausdrücklich, daß wir der Kenntnis der genannten Substanzen vornehmlich zur Charakterisierung der einzelnen Proteasen bedürfen, uns also auf ihre genaueren chemischen Untersuchungen nicht einlassen können.

[3]) Brown und Miller, Journ. chem. Soc. London. Vol. 89, p. 145. Hat man auch bei Pepsinverdauung zuweilen solche Aminosäuren erhalten, so dürfte es sich in der Regel um Versuche mit Extrakten aus der Magenschleimhaut gehandelt haben, denen Exepsin aus dem Antrum pylori beigemengt war (Cohnheim).

Das Trypsin: Dieses Ferment setzt nicht die Anwesenheit freier Säure für seine Wirksamkeit voraus. Gewiß stellt auch Trypsin Anforderungen an die Reaktion seines Mediums: Säugetiertrypsin wirkt am besten bei schwach alkalischer Reaktion. Allein auch bei neutraler, ja bei schwach saurer Reaktion vermag es Eiweiß zu verdauen. Durch Magensaft (Pepsin-Salzsäure) oder durch reine Salzsäure, von der Konzentration, wie sie im Magen vorkommt, wird Trypsin zerstört. Das im Säugerdarm normalerweise anwesende kohlensaure Alkali nimmt an der Eiweißlösung nicht den gleichen Anteil, wie im Magen die Salzsäure, es verbindet sich nicht mit dem Eiweiß auf einem Stadium seiner Lösung. Das Eiweiß (z. B. Blutfibrin) wird von Trypsin ohne vorherige Quellung gelöst. Es entstehen zunächst Albumosen (nach Umber — siehe Cohnheim — fraglich), und Peptone; hierbei aber bleibt die Trypsinwirkung nicht stehen, sondern es kommt zu einer so weit gehenden Zertrümmerung des Eiweißmoleküls, daß in einem zur „künstlichen" Verdauung angesetzten Gemisch von Eiweiß (Fibrin) und Trypsin, die Biuretreaktion zuletzt negativ ausfällt: Polypeptide, Mono- und Diaminosäuren findet man in dem Gemische. Von diesen Produkten sind Leucin, Tyrosin und Tryptophan, wie oben schon angedeutet, am leichtesten nachzuweisen. Wir werden sehen, daß die Versuche, Analogie herzustellen zwischen einer Evertebratenprotease und Trypsin, sich darauf zu beschränken pflegen, alkalische Reaktion als bei der Verdauung mindestens zulässig, als Produkt dieser Verdauung aber Leucin, Tyrosin und Tryptophan nachzuweisen.

Erepsin[1]) (Schleimhaut (des Antrum pylori und) des Dünndarms etc.) spaltet die Produkte der Pepsin- und Trypsinverdauung „restlos" auf (Aminosäuren etc.), wirkt aber nicht auf natürliches (sog. „natives") Eiweiß, mit Ausnahme von Casein und Protaminen.

Nuclease, die Nucleinsäure zu zerlegen vermag, findet sich in Dünndarmschleimhaut und Pankreas.

Arginase, welche das Arginin, ein Endprodukt der Trypsin- und Erepsinverdauung, in Ornithin und Harnstoff zerlegt.

Lab (Chymosin): Milch gerinnt auf Zusatz von Magensaft oder Magenschleimhautextrakt, aber auch von verdauenden Säften mancher Wirbelloser. Man schrieb diese Wirkung einem besonderen Ferment. Lab oder Chymosin zu, und es war merkwürdig genug, daß wirbellose Tiere z. B., in deren Leben Milch als Nahrung gar keine Rolle spielt, ein spezifisches Ferment für diesen Stoff besitzen sollten. Eine mögliche Lösung des Rätsels fand sich in der Meinung einiger Autoren[2]), daß Lab kein selbständiges Ferment, sondern mit Proteasen (im Magen also mit Pepsin) identisch sei. Die Gerinnung des Caseins würde dann als Folge der beginnenden Spaltung anzusehen sein; also als Nebenwirkung seiner Verdauung durch manche Proteasen. Diese Meinung blieb übrigens nicht unbestritten[3]).

Tyrosinase. In den verdauenden Säften mancher Wirbelloser, aber auch anderen Orts findet sich ein Ferment, das die Eigenschaft besitzt, Oxydationen einzuleiten („Oxydase", siehe Bd. II). Die in Frage

[1]) Cohnheim, Otto, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 451.

[2]) Pawlow und Parastschuck, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 42, 1904, S. 415; Jakobi, M., Biochem. Zeitschr. Bd. 1, 1906, S. 53; Sawjalow, W., Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 46, 1905, S. 307 u. a. m.

[3]) Hammarsten, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 56, 1908, S. 18. etc.

stehende Oxydase vermag Tyrosin in einen schwarzen Körper zu verwandeln, sie gibt sich durch Dunklerwerden der betreffenden Säfte beim Stehen im Gläschen zu erkennen. Ihr Name ist „Tyrosinase". Für die Verdauung dürfte sie keine Bedeutung haben, sie spielt wohl aber eine Rolle bei der Färbung mancher Tiere.

b) Weitere Sekrete des Darmes bei Säugetieren, die berufen sind, die Wirkung der für Eiweiß und seine Derivate bestimmten Fermente zu unterstützen.

Kohlensaures Alkali. Da Trypsin durch Pepsin-Salzsäure oder Salzsäure allein zerstört wird, so muß der Dünndarm Alkali zur Neutralisation der aus dem Magen in den Darm tretenden Säuremengen abscheiden. Sein Sekret enthält kohlensaures Natron (Soda, zu 0,4 bis 0,5 %, Hund). Den Mechanismus, dem zufolge stets die zur Neutralisierung notwendige Alkalimenge abgeschieden wird, lernen wir im Abschnitt über Sekretion kennen.

Kinase. Aktivieren der Fermente. Bei der Bereitung der Fermente entstehen zunächst Vorstufen, „Profermente" oder „Zymogene", denen noch keine (volle) Wirkung zukommt. Sie reifen in der Regel noch innerhalb der Fermentdrüsenzelle zu wirksamem Enzym aus. Hierbei bleibt die Mechanik des „Reifens" oder Aktivwerdens unbekannt. Anders, wenn die Zymogene erst im Darminnern aktiviert werden müssen, wie das für das Pankreastrypsin der Fall zu sein pflegt. Es ließ sich hierbei nämlich nachweisen, daß das Darmepithel eine Substanz sezerniert, die das Proferment des Trypsins in aktives Trypsin überzuführen imstande ist. Wir nennen dieses aktivierende Sekret „Enterokinase". Also unwirksames „Trypsinogen" plus Enterokinase ergibt wirksames Trypsin. Die Enterokinase ist kein Ferment (ist löslich in verdünntem Alkohol, und verträgt Erwärmen auf 67—70°) und wird nur abgeschieden, also nur dann im Darmsaft angetroffen, wenn Pankreassaft sich in den Darm ergießt.

Antifermente sind Substanzen, welche die Wirkung der Fermente zu hemmen imstande sind. Durch sie schützt sich die Darmwand vor Selbstverdauung; aber auch Darmparasiten bedienen sich ihrer, um nicht von den Fermenten des Wirtsdarmes angegriffen zu werden [1]).

Proteasen in den Geweben. Eiweißspaltende Fermente finden sich nicht nur innerhalb der Verdauungsorgane. Die Eiweißsubstanz, aus welcher die Gewebe bestehen, kann auch im Stoffwechsel Verwendung finden (am ausgiebigsten im Hunger) und muß zu diesem Zwecke ebenso gelöst werden, wie das Eiweiß der Nahrung im Darme. Es ist anzunehmen, daß Proteasen, welche innerhalb der Organe gefunden worden sind, solchen Zwecken dienen [2]). Ob diese trypsinartigen Proteasen in den Organzellen oder den Blutzellen sich befinden, steht dahin. Abderhalden und Deetjen [3]) fanden jedenfalls in Blutkörperchen und Blutplättchen ein Ferment, das

[1]) Weinland, E., Zeitschr. Biol. Bd. 44, S. 1. Auch bei gewissen Fliegenlarven, die in den fleischverdauenden Kannen von Nepenthes leben, konnte Hjalmar Jensen Antiferment als Schutz vor der Pflanzenprotease nachweisen (Ann. Jard. bot. Buitenzorg Suppl. 3, 1910, S. 941).

[2]) Salkowski, Zeitschr. klin. Med. Bd. 17. Suppl. 1891, S. 77; Jaeoby, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 30, 1900, S. 149.

[3]) Abderhalden und Deetjen, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 51, 1907, S. 334, Bd. 53, 1907, S. 280, Bd. 55, 1908, S. 371, 377.

Polypeptide spaltet. Auch bei manchen Wirbellosen fand Kobert[1]) Proteasen in den Geweben oder in Eiern (siehe auch Bd. II, Stoffwechsel).

c) Fettlösende Fermente (Lipasen).

Während wir bei Eiweiß und Kohlenhydraten über die Form unterrichtet sind, in der sie absorbiert werden: als Spaltprodukte, die den kolloidalen Charakter der Körper, von denen sie abstammen, verloren haben, sind wir bezüglich der Fette nicht hinreichend aufgeklärt. Die bei ihnen bekannte fermentative Spaltung bedingt eine so geringe Verkleinerung des Moleküls, ist so wenig tiefgreifend, daß wir sie mit der Spaltung von Eiweiß, im Darme eines Tieres, nicht ohne weiteres vergleichen dürfen. Fett ist, wie wir hörten, eine Verbindung von Fettsäure und Glycerin; die Fermente zerlegen das Fett in diese Komponenten; es ist aber keineswegs verständlicher, wie Fettsäuren resorbiert werden können, als reine Neutralfette.

Man dachte an zwei Möglichkeiten:

1. Das Fett werde „emulgiert", 2. das Fett werde durch den Verdauungsprozeß in eine wässerige Lösung übergeführt, da man die Wasserlöslichkeit für die Bedingung des Absorbiertwerdens ansah.

1. Unter Emulsion verstehen wir den Zustand des Fettes, bei dem es in Gestalt feinster Tröpfchen im Wasser gleichmäßig verteilt („suspendiert") ist, nach Art einer Aufschwemmung, und so eine Milch bildet. Manche Forscher halten jene feinsten Tröpfchen für direkt von den resorbierenden Darmzellen aufnehmbar. Fett bildet im Wasser solche Emulsionen, bei denen jene gleichmäßige Verteilung der Tröpfchen geraume Zeit bestehen bleibt, wenn gewisse Substanzen vorhanden sind, die man dann fettemulgierende Substanzen nennen kann. Solche sind: lösliche Seifen (Alkalisalze der Fettsäuren). Wenn das Fett also im Darm des Säugetieres teilweise in Fettsäure und Glycerin gespalten wird, so wird die Säure mit dem kohlensauren Alkali des Darmsaftes Seife bilden, die den Rest des Fettes emulgiert.

Daß dieser Vorgang in Wirklichkeit auch bei Wirbellosen festzustellen ist, werden wir sehen, und wenn er auch wohl nicht genügt, die Fettabsorption zu ermöglichen, so begünstigt er doch auf alle Fälle die weitere Fettverdauung. Fett bietet naturgemäß im Zustande der Emulsion den im Wasser gelösten Fermenten eine viel größere Angriffsfläche dar, als kompakte Fettmassen.

2. Die zweite Annahme geht dahin, daß das Fett durchaus in Säure und Glycerin zerlegt wird: Die Fettsäure bildet, soweit das vorhandene Alkali es erlaubt, Seife; diese, wie bekannt, wasserlöslich, könne resorbiert werden, das Glycerin naturgemäß auch. Nach Aufnahme in die Darmzellen soll die Seife wieder in ihre Elemente zerlegt, die Fettsäure mit dem Glycerin zu Fett verbunden, das Alkali aber wieder in den Darm abgeschieden werden, um weitere Fettmengen in das Darmepithel hineinzutransportieren.

Daß nun in der Tat Emulsionen schlechthin nicht ohne weiteres resorbierbar sind, ergibt sich daraus, daß andere Fettarten, wie Lanolin, oder Körper, die sich physikalisch wie Fette verhalten, wie Paraffin, zwar emulgierbar sind, niemals aber resorbiert werden, was wohl damit zusammenhängt, daß sie von den fettverdauenden Fermenten nicht gespalten werden können. Fest steht, daß bei den Wirbeltieren der Dünndarm

[1]) Kobert, R., Arch. ges. Physiol. Bd. 99, 1903, S. 116.

kaum Neutralfett enthält, hingegen reichlich Seifen und Fettsäuren. Durch das Vorhandensein von Galle (gallensauren Salzen) werden alle diese Produkte wasserlöslich und, so müssen wir annehmen, resorbierbar. Bei den Wirbellosen wissen wir über diese Dinge noch viel weniger, als bei Wirbeltieren. Ältere Autoren begnügten sich, wenn sie Fettverdauung bei ihnen nachweisen wollten, mit der Feststellung, daß Fett durch die in Frage kommenden Säfte emulgiert wird. Neuerdings pflegt man Fettspaltung, Auftreten von freier Fettsäure ersichtlich zu machen.

Bei Säugetieren kommen drei Lipasen vor. Die eine im Magen, die beiden anderen im Dünndarm. Von den Dünndarmlipasen wird die eine im Pankreas („Pankreassteapsin"), die andere im Dünndarmepithel bereitet. Magenlipase wirkt bei schwach saurer Reaktion, die beiden Fermente des Darmes bei neutraler (bis schwach saurer) Reaktion. Die Lipase des Magens und der Darmwand wirken nur auf emulgiertes Fett, Pankreassteapsin auf Fett schlechthin.

Die Galle (Lebersekret) beteiligt sich, wie angedeutet, an der Fettverdauung, wenn sie auch keinerlei Lipasen enthält: Die gallensauren Salze (Cholate) aktivieren einmal das Steapsin des Pankreas, seine Wirksamkeit steigernd, dann aber halten sie Seifen in Lösung, und Lösungen von Seifen in gallensaurem Natron lösen ihrerseits Fettsäuren auf.

d) Fermente, die auf Kohlehydrate wirken.

Fermente für Polysaccharide.

Amylase (Diastase) zerlegt rohe, besser aber gekochte Stärke („Stärkekleister") unter Bildung einer Reihe, z. T. leicht nachweislicher Produkte, deren Ableitung von den einzelnen Bestandteilen der Stärke uns nicht weiter beschäftigen kann: Zunächst entsteht „lösliche Stärke" (Amidulin, Amylodextrin) [1]), die sich mit Jod noch blau färbt. Im nächsten Stadium der Verdauung tritt mit Jod rotviolette Färbung auf (Erythrodextrine), dann schwindet jegliche Färbbarkeit mit Jod (Achroodextrine). Als Endprodukt entstehen Maltosen (Maltose, Isomaltose), also Disaccharide, welche Fehlingsche Lösung reduzieren, aber wie es scheint noch nicht unmittelbar resorbierbar sind [2]).

Die Maltose wird durch die, wohl stets neben Amylase vorhandene Maltase, in Traubenzucker übergeführt [3]).

Amylasen sind in der Tierreihe außerordentlich verbreitet. 1. Im Speichel: Bei vielen Säugetieren findet sich eine Amylase, die den Namen „Ptyalin" führt. Sie wirkt am besten bei neutraler bis ganz schwach saurer Reaktion, und wird von Säuren [4]) und Alkalien bald zerstört. Auch im Speichel Wirbelloser werden wir verschiedentlich Amylasen kennen lernen. 2. Im Pankreas und Darm. Der Pankreassaft der Säugetiere enthält ein kräftiges, stärkeverdauendes Ferment, ebenso der Mitteldarmsaft der meisten Wirbellosen. Die niedersten Tiere

[1]) Amylodextrin entsteht aus Stärke auch bei Überhitzen mit Wasser oder Glycerin (auf 190°), oder beim Behandeln der Körner mit verdünnter Salzsäure, 6—8 Wochen lang bei gewöhnlicher Temperatur.

[2]) Reid, W. J., Journ. Physiol. London Vol. 26, 1901, S. 427 bringt ein Gemenge von Glucose und Maltose in eine normale Säugetierdarmschlinge; nur die Glucose wird resorbiert, die Maltose bleibt zurück.

[3]) Das „Amylopektin" (Maquenne und Roux, Ann. Chim. Paris (8) T. 9, p. 179) wird auch, wenn auch langsam, von Amylase angegriffen. Es entstehen hieraus „Residualdextrine".

[4]) Doch kann das Ptyalin im Magen noch eine Zeitlang wirken, da die in den Magen eintretenden Speisen nicht sogleich mit dem Mageninhalt vermengt werden (Grützner).

scheinen ein solches teilweise nicht zu besitzen. 3. Anderweitiges Vorkommen. Geringe Mengen des Ferments finden sich in Blut, Lymphe, Leber, Galle, Magen- und Darmschleimhaut, auch im Dünndarmsaft; ferner viel in Pflanzen (insbesondere in keimendem Samen, Hefen, Bakterien).

Kobert[1]) (S. 134) findet Diastase in trocken aufbewahrten Eiern gewisser Spinnen (Latrodectes) und anderer Wirbelloser, Müller[2]) im Hühnereidotter, im klaren zellfreien Serum von Maja squinado, im Blute von Sipunculus und Octopus.

Glykogenase. Man ist sich nicht einig darüber, ob Glykogenase und Amylase zwei verschiedene Fermente sind oder nicht. Die Produkte der Glykogenverdauung sind die gleichen, wie diejenigen der Stärkeverdauung (Maltose und Isomaltose). Sicherlich sind viele, oder alle Säfte, die Stärke verdauen, auch imstande, Glykogen zu verzuckern. (Das gilt auch für Eierextrakte und Blut der genannten Wirbellosen.) Hingegen kennen wir eine Reihe von Fällen, in denen Fermente wohl Glykogen, nicht aber Stärke verdauen.

Ein Extrakt, den Kobert aus 20 Jahre lang aufbewahrten Canthariden herstellte, erwies sich gegenüber Stärke unwirksam, verdaute aber Glykogen. Die glykogenhaltigen Extrakte von Darmparasiten verdauen ihr eigenes Glykogen, nicht aber Stärke. Bei Octopus, Sepia und Loligo zeigte Bourquelot[3]), daß Leberextrakt, Lebersaft, Mageninhalt und Pankreasextrakt rohe Stärke nicht verdaut. Hingegen wird die Stärke, wenn man sie zuvor mit kochendem Wasser anbrüht, vornehmlich aber Glykogen (letzteres sehr energisch) verzuckert.

Inulinase (verdaut Inulin zu Fructose) findet sich z. B. bei Arthropoden.

Cytase oder Cellulase wurde z. B. bei Schnecken und Krebsen gefunden. Diese Fermente wirken nur auf die leichter löslichen Arten von Cellulose (Hemicellulosen, Reservecellulosen), nicht aber auf Fließpapier oder Watte. Es werden z. B. Mannose und Galaktose gebildet.

Xylanase (das Pentosan Xylan wird zur Pentose Xylose verdaut) findet sich bei Wirbellosen verschiedentlich (z. B. Schnecken).

Invertin (Invertase, Saccharase) zerlegt Rohrzucker in Glucose und Fructose. Bei Säugetieren (Mensch, Pferd) nur im Dünndarm. Bei Wirbellosen häufigeres Vorkommen; auch bei Hefen.

Maltase. Wir hörten von ihr, daß sie allgemein neben Amylase vorkommt, ihre Wirkung ergänzend. Bei Säugetieren findet sie sich in kleinen Mengen im Speichel und Pankreassaft[4]), in größeren im Dünndarm (auch in Blut und Organen). Ferner in Malz und Hefen etc. Bei Wirbellosen wird ihrer selten ausdrücklich gedacht. Die Wirkung von Fermenten auf Stärke wird meistenteils nur durch das Auftreten von Reduktion Fehlingscher Lösung festgestellt. Bei Insekten wurde Maltase ausdrücklich nachgewiesen.

Lactase spaltet Milchzucker in Glucose und Galaktose. Findet sich bei Säugetieren (Mensch) im Dünndarm, insbesondere bei jungen

[1]) Kobert, Arch. ges. Physiol. Bd. 99, 1903, S. 116 (auch Eier von Sipunculus, Arbacia).

[2]) Müller, J., Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 1899, S. 1583. Blut von Maja squinado spaltet Stärke zu Zucker, der dann weiter bis zu völligem Verschwinden gespalten wird („Glykolyse" siehe Stoffwechsel).

[3]) Bourquelot, Em., Arch. Zool. expér. T. 10, 1882, p. 358.

[4]) Bezüglich der Speichel- und Pankreasmaltase siehe Hoppe-Seylers (Thierfelders) Handbuch. Ihr Vorkommen ist nicht unbestritten.

saugenden Individuen. Füttert man erwachsene Hunde mit Milchzucker, so tritt das Ferment auch im Pankreas auf (Weinland). (Wirbellose: Schnecken, Insekten.)

Raffinase verwandelt das Trisaccharid „Raffinose" in „Melibiose" und Fructose (Mollusken, Arthropoden).

Fermente für Glykoside. Glykoside, ätherartige Abkömmlinge von Zuckerarten, werden durch gewisse Fermente so gespalten, daß der betreffende Zucker frei wird. So kann das Glykosid Amygdalin, das sich in bitteren Mandeln, Pfirsich- und Kirschkernen findet, durch entsprechende Fermente (z. B. Emulsin der bitteren Mandeln) in Bittermandelöl, Glucose und Blausäure zerlegt werden.

Glykosidspaltende Fermente haben sich häufiger auch bei Wirbellosen finden lassen (Extrakte aus Spinnen, Krebsblut, Eier von Sipunculus und Seeigeln, nach Kobert).

Neben Fermenten kommen im Darmsafte der Tiere schleimartige Eiweißkörper, Kochsalz u. a. m. vor. Besondere Schleimsekretion, Sekretionen ganzer Membranen werden wir bei Wirbellosen kennen lernen.

E. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

Der verdauende Saft ist das Produkt der Drüsenzellen. Er kommt entweder in der Zelle selbst zur Wirkung: Protozoen, Tiere mit Erscheinungen der „Phagocytose", bei denen die zu verdauenden Teilchen in das Innere der verdauenden Zellen aufgenommen werden. Oder: die von den Zellen abgeschiedenen Säfte werden in das Darminnere abgegeben und entfalten dann außerhalb der sie bereitenden Zellen ihre Wirkung. Die das Ferment liefernden Drüsenzellen, sind im Darmepithel entweder mit den Absorptionszellen gemischt, oder sie bilden besondere Drüsen (Speicheldrüsen, Verdauungsdrüsen der Wirbeltiere). Bei den Säugetieren sind als solche Fermentdrüsen zu nennen: die schlauchförmigen Drüsen des Magens, die gleichfalls schlauchförmigen Drüsen des Dünndarms (Duodenaldrüsen, Lieberkühnsche Drüsen) und des Dickdarms und vor allem das Pankreas. Daneben kommen noch einzellige sezernierende Elemente vor, die „Becherzellen", die Schleim produzieren. Sie stehen im Epithel der genannten Darmdrüsen, oder des Darmes selbst. Es ist also mit Nachdruck darauf hinzuweisen, daß die sezernierenden Elemente durchaus von den eigentlichen Epithelzellen (Zylinderzellen) gesondert sind, welch letzteren die absorptive Tätigkeit zuzuschreiben ist. Bis auf einen Teil der Becherzellen, sind durch mehr oder weniger weitgehende Ausstülpungen, die Drüsenzellen ganz aus dem Bereiche der Absorption gerückt. Wir werden bei Wirbellosen abweichende Verhältnisse antreffen.

Das Sekret tritt in der Zelle meist in Gestalt von Granulationen („Zymogengranula", z. B. in den Panethschen Zellen der Lieberkühnschen Drüsen des Säugetierdünndarms) auf, bei deren Erzeugung der Zellkern sicherlich eine bedeutende Rolle spielt[1]). Die Granulationen lösen sich entweder in der Zelle selbst auf und bilden dann Saftvakuolen; teilweise können sie sich auch erst im Darme verflüssigen. Mannigfach ist die Art, wie die Zelle ihren Inhalt entleert. Zuweilen geht die ganze Zelle zugrunde, nachdem sie aus dem Epithelverband ausgetreten ist,

[1]) Ich muß darauf verziehten, auf die feineren Vorgänge der Sekretgranulabildung hier einzugehen. Bei Wirbellosen sind wir hierüber in der Regel nicht unterriehtet (siehe aber den Flußkrebs).

zuweilen sammelt sich das Sekret an der Zellfront an; diese schnürt sich in Form einer Blase ab oder platzt. Endlich kennen wir Drüsenzellen mit vorgebildeten Zellausführgängen (Vorder- und Enddarmdrüsen der Krebse).

Regulation der Drüsentätigkeit. Die Sekretabsonderung ist nicht immer eine „kontinuierliche", in vielen Fällen unterliegt solche Drüsentätigkeit vielmehr dem regulierenden Einflusse des Nervensystems oder anderer auslösender Mechanismen. So scheidet schon das Protozoon in seinem Zellkörper Verdauungssaft nur ab, wenn es Nahrung aufgenommen hat. Viele Drüsen der Wirbellosen und vielleicht alle hierher gehörigen Drüsen der Wirbeltiere stehen mit Nerven in Verbindung, welche ihre Tätigkeit leiten. Die Darmschleimhaut der Säugetiere bereitet einen Stoff, „Sekretin", der nicht in das Darminnere gelangt, sondern an der Stelle seiner Bildung in nicht aktivem Zustande bewahrt wird. Er wird aktiviert durch Salzsäure, und zwar durch diejenige Salzsäure, die vom Magen kommend, im Darm absorbiert wird. Aktiviert tritt er ins Blut und regt die Tätigkeit des Pankreas an. Die Größe desjenigen Teiles der Magensäure, der im Darm zur Absorption gelangt, bedingt die Menge freiwerdenden Sekretins und diese die Menge des Pankreassekrets, also auch des, in diesem enthaltenen kohlensauren Natrons. Letzteres wird durch die skizzierte Regulation genau in der Menge abgeschieden, die zur Neutralisierung der nicht resorbierten Magensalzsäure notwendig ist. Magenverdauung und Darmverdauung, Magensäure und Alkalisekretion bedingen einander also[1]). Auch die qualitative Beschaffenheit der Drüsensekrete unterliegt regulatorischen Einflüssen. Wir hörten schon, wie sich (beim Hunde) der Speichel den aufgenommenen Substanzen anpaßt. Scharfe Stoffe, die man verfüttert, bedingen die Bildung wässerigen „Verdünnungsspeichels", trockene, pulverige Substanzen, trockenes Brot, die Bildung eines schleimigen Speichels. Der Dünndarm des erwachsenen Hundes bereitet Lactase erst dann, wenn man dem Tiere Milchzucker[2]) füttert, und andere Beispiele mehr. Hochwichtig ist der Einfluß der psychischen Vorgänge auf die Tätigkeit von Speichel- und Magendrüsen (Sekretion eines Magensaftes, „Appetitsaftes", wenn man dem Versuchstiere, Hund oder Schwein etc., eine begehrte Speise zeigt).

Wirbellose Tiere sind auf ein analoges Verhalten noch so gut wie nicht untersucht. Falls es sich bestätigt, daß eine Amöbe, normalerweise ohne Amylase, im Hunger mit Stärke gefüttert eine solche bildet, so würde die Anpassungsfähigkeit der Fermente schon auf frühester Entwicklungsstufe des Tierreichs nachzuweisen sein.

F. Die Absorption.

Die mit Hilfe der Fermente gelöste Nahrung muß, um dem Organismus zugute kommen zu können, durch die Darmwand hindurchtreten. Dieser Transport der Nahrung ist offenbar eine Tätigkeit der „Absorptionszellen", meist absonderlicher Darmepithelzellen, die sich, dauernd oder zeitweilig, an der Saftbereitung nicht zu beteiligen pflegen. Das Problem der Absorption lautet: welche Kräfte treiben die gelöste Nahrung in die Darmepithelzelle hinein? Bei einzelligen Tieren und solchen Vielzellern, deren Darmelemente ungelöste Nahrungspartikel in ihr Plasma aufnehmen und daselbst erst

[1]) Ähnliche Vorgänge regeln die Magensekretion.

[2]) Weinland, Zeitschr. Biol. Bd. 38, 1899, S. 16. Foà, Carlo, Arch. Fisiol. Firenze Vol. 8, 1910, p. 121.

verdauen, besteht das gleiche Problem zurecht. Verdaut werden solche Partikel in Plasmahohlräumen, Vakuolen, in welche der Saft ergossen wurde. Was sich gelöst hat, muß durch die Vakuolenwand treten, um in das lebende Plasma zu gelangen. Die Mechanik dieses Durchtritts ist die gleiche, wie die des Eintritts in die Darmzelle anderer Tiere.

Unser Problem schien früher viel leichter lösbar als heute. Man kennt physikalische Vorgänge, bei denen gelöste Stoffe durch eine Membran hindurch „diffundieren" und dies unter Umständen sogar mit großer Gewalt tun. Den Vorgang nennt man „Osmose", wir müssen kurz bei ihm verweilen. Es handelt sich jeweils um ein Bestreben, ein bestimmtes Gleichgewicht herzustellen, ein Gleichgewicht in der molekulären Konzentration zweier gelöster Körper im gleichen Lösungsmittel. Das Streben nach Gleichgewicht setzt ein, wenn zwei verschiedenartige Lösungen (z. B. von Salzen) einander berühren, ohne gemischt zu werden. Das kann auf folgende Weise geschehen:

1. Beide Lösungen berühren einander, ohne im gegenseitigen Verkehr behindert zu sein. Sie sind etwa in einem Glaszylinder übereinandergeschichtet. Das Ausgleichbestreben würde sich hier nur äußerst schwach geltend machen. Gießt man z. B. reines Wasser[1]) derart auf eine Lösung von Kupfersulfat, so dauert es geraume Zeit, bis die Flüssigkeit gleichmäßig blaue Färbung angenommen hat. („Diffusion" heißt dieser Ausgleichvorgang.)

2. Zwischen beiden Flüssigkeiten findet eine Verkehrsbehinderung statt. Beide sind beispielsweise durch eine Membran voneinander getrennt, welche zwar für Wasser gut durchlässig ist, den Durchtritt der kleinen Salzteilchen der Lösung aber mehr oder minder behindern. Unter diesen Umständen wird das Ausgleichbestreben sehr viel energischer sein, als im erst besprochenen Falle, und der Ausgleichprozeß wird um so stürmischer verlaufen, je vollkommener die Salzteilchen am Durchtritt durch die Membran verhindert werden. Den extremen Fall dieser Behinderung erhalten wir, wenn die Membran wohl das lösende Wasser, gar nicht aber das gelöste Salz durchläßt. Nun wird naturgemäß der erstrebte Ausgleich lediglich auf Kosten des Wassers vor sich gehen können (Eintritt des reinen Wassers in die Lösung). Solch eine Membran, die nur das Lösungsmittel, nicht aber die gelöste Substanz hindurch läßt, ist für diese beiden Stoffe „semipermeabel". Je geringer nun diese Durchgangsbehinderung wird, desto mehr wird auch das Salz an dem Ausgleiche teilnehmen, bestimmte Mengen davon treten in das reine Wasser, hierdurch die Kraft der umgekehrten Ausgleichbewegung (Wasser zu Salzlösung) vermindernd[2]).

Seltsamerweise hat man früher versucht, die Erscheinungen der Absorption auf diejenigen der Osmose zurückzuführen. Daß das aber nicht angeht, ist leicht zu zeigen. Wir fragen zuerst nach der Art der Durchlässigkeit der Zellhaut (Zellmembran, Plasmaoberfläche) gegenüber den, bei der Ernährung in Betracht kommenden Stoffen. Die Frage läßt sich auf sinnfällige Art an einzelligen Tieren beantworten[3]). Diese reagieren auf jede geringfügige Änderung im Salzgehalte des sie umgebenden Wassers sehr scharf. Bringt man z. B. Vorticella nebulifera aus Süß-

[1]) Den einfaehsten Fall erhalten wir immer, wenn wir eine Lösung in der dargetanen Art mit reinem Wasser in Berührung bringen.

[2]) Auf die eigentlich treibenden Kräfte und die intimeren Vorgänge bei der Osmose können wir hier nieht eingehen.

[3]) Enriques, P., Rend. Aecad. Lineei (5) Vol. 11, Sem. 1, p. 340.

wasser, in dem sie normalerweise leben, in Wasser mit 5 ‰ Kochsalz, so schrumpfen sie. Wir schließen daraus: die Tiere weisen in ihrem Innern den gleichen relativen Salzgehalt auf, wie das Süßwasser, in dem sie leben, d. h. also einen sehr geringen Salzgehalt. Salzlösungen von 5 ‰ reagieren osmotisch mit ihnen, derart, daß sie den Tieren Substanz, also wohl Wasser entziehen. Die Schrumpfung zeigt uns, daß der Konzentrationsausgleich, der uns beschäftigt, (im wesentlichen) durch einen Strom vom weniger Konzentrierten (Vorticella) zum Konzentrierteren (Salzlösung) vor sich geht, d. h. nach Art der Osmose. Es muß also die Körperoberfläche des Protisten (zum mindesten in weitgehendem Maße) den genannten Stoffen gegenüber semipermeabel sein. Um eine Stoffaufnahme in den Körper des Protisten zu bewirken, müssen wir das Verhältnis der Konzentration umdrehen; also etwa Seewasserprotozoen, deren Salzgehalt gleich dem des Seewassers ist, in Süßwasser bringen. Die Tiere quellen dann enorm auf, bis sie platzen. Das heißt aber wieder, der Ausgleich geschieht vornehmlich oder ganz durch Wasser, (durch Wandern des Wassers zur Kochsalzlösung im Tier). Die Oberfläche der Protozoen ist weitgehend oder vollkommen semipermeabel gegen Kochsalz (in wässeriger Lösung); soll Osmose durch solch eine Membran Nährstoffe treiben, so darf ihnen gegenüber die Membran nicht semipermeabel sein. Da die (osmotische) Durchlässigkeit von der Größe der in Frage kommenden Molekel[1]) abhängt, so ist es ausgeschlossen, daß eine Membran für Kochsalz[2]) undurchlässig, für Eiweißspaltprodukte aber durchlässig sei. Sobald die Durchlässigkeit keine absolute ist, muß jede osmotische Aufnahme eines Stoffes mit der Abgabe ungleich größerer Wassermengen verbunden sein, die zum Schrumpfen der Tiere führte. All das gilt ausdrücklich auch für die mundlosen Darmparasiten der Frösche, Opalina ranarum, deren Körperoberfläche bestimmt das Organ ist, mit dem sie den Darminhalt des Wirtes absorbieren. Es braucht nicht gesagt zu werden, daß im normalen Leben solcher Tiere derartige Schrumpfungserscheinungen, wie sie bei „osmotischer" Ernährung stattfinden müßten, sich niemals beobachten lassen. Die Semipermeabilität der Oberfläche aber, schließt erst recht Ernährung durch reine Diffusion vollkommen aus.

Bei einer ganzen Reihe von Därmen und anderen Gewebselementen ist mittlerweile der Nachweis ihrer (annähernden) osmotischen Undurchlässigkeit für Kochsalz etc. geglückt[3]). Und Höber[4]) sagt, „daß die Plasmahaut (der Zellen) eigentlich für fast alles impermeabel ist, was normalerweise die Zelle braucht oder was sie produziert" (S. 178)[5]). Die Absorptionstätigkeit der Därme aber, geht weit über dasjenige hinaus, was Osmose im besten Falle zu leisten vermöchte. Bei seinen Protozoen gelingt Enriques[6]) der Nachweis der Salzaufnahme auf einem Wege, der sich deutlich von Osmose unterscheiden läßt. Er „gewöhnt" allmählich

[1]) Oder Ionen, zu denen die Molekül bei der Lösung dissoziiert sind.

[2]) Chlor- und Natriumionen.

[3]) Enriques, l. c., Limnaea, ferner Arch. Zool. Napoli Vol. 1, 1902, p. 1, Holothurien. Bottazzi, Fil. und Enriques, Arch. (Anat.) Physiol. 1901, Suppl. S. 109 (Aplysia).

[4]) Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, Leipzig, W. Engelmann 1906.

[5]) Cohnheim (Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 9) gibt an, daß er diosmotischen Durchtritt von Lösungen durch den Holothuriendarm (ja Diffusion) habe nachweisen können, Enriques sucht ihn zu widerlegen. Siehe Absorption bei den Holothurien.

[6]) Enriques, Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 11, Sem. 1, p. 340.

Protozoen (Halteria sp.), aus Süßwasser kommend, an Salzlösungen, die bei unmittelbarer Einwirkung den Tod der Tiere unter Schrumpfung herbeigeführt haben würden: zunächst an eine Kochsalzlösung von 2‰. Die anfängliche Schrumpfung verliert sich, ja die Halterien schwellen über die normale Größe an, die sie erst nach einiger Zeit wieder erreichen. Bringt man solche Exemplare nun wieder in Salzlösungen niederer Konzentration, als an die sie gewöhnt worden sind, oder gar in das reine Wasser, in dem sie vor den Versuchen lebten, so zerplatzen sie [1]). Die Protozoen haben also bei jener „Gewöhnung" Kochsalz in ihr Inneres aufgenommen, und es geschah das nicht auf dem Wege reiner Osmose, denn die Kochsalzaufnahme wäre sonst mit gleichzeitiger Entziehung enormer Wassermengen einhergegangen, die den Tod des Tieres herbeigeführt haben würden. In Wirklichkeit fanden wir eine geringe Anschwellung der Protisten über die Norm hinaus. Es ist also anzunehmen, daß der Organismus das Kochsalzgleichgewicht mit der Außenwelt auf Grund unbekannter („physiologischer") Mechanismen in die Wege leitet.

Was für die Protistenzelle gilt, läßt sich für die Darmzellen von höheren Tieren noch viel deutlicher zeigen [2]): Därme resorbieren Flüssigkeiten auch dann, wenn diese die gleiche (molekuläre) Konzentration aufweisen als die Lösung, mit denen man die Därme außen umgibt. Das trifft z. B. dann zu, wenn sich im Darminneren Blutserum des betreffenden Tieres befindet [3]). Cohnheim [4]) bringt den herausgeschnittenen Holothuriendarm, seewassergefüllt in Seewasser und beobachtet Verminderung oder Verschwinden des Darminhaltes. Reid [5]) benutzt ein Stück des Dünndarmes eines in voller Verdauung befindlichen Kaninchens, als Scheidewand zwischen zwei durchaus gleichen Kochsalzlösungen: Ein Teil derjenigen Lösung, die sich auf der Epithelseite des Darmes befindet (dem Darminnern entsprechend), tritt durch den Darm hindurch. Beim Dünndarm in natürlicher Lage, innerhalb des Tieres, sah Cohnheim (Vorlesungen S. 308), daß die Stoffe, welche das Darmepithel aus dem Darminnern in die Blutgefäße transportieren kann, den umgekehrten Weg nicht einzuschlagen vermögen.

Die Darmabsorption kann nicht nur ohne jede osmotische Verschiedenheit, sie kann auch im umgekehrten Sinne, als Osmose dies im besten Falle tun könnte, Flüssigkeiten transportieren: gegen das „osmotische Gefälle" (Heidenhain, Cohnheim) [6]).

Alle diese Leistungen sind an das Leben des Darmes gebunden, eine Tatsache, die an sich ein wichtiges Argument ist gegen die Meinung, als lasse sich Absorption restlos auf Osmose zurückführen: Sobald man den Darm abtötet, verhält er sich wie eine beliebige tote Membran von gleicher Durchlässigkeit. Von einer vorbestimmten Einseitigkeit des Flüssigkeitstransportes ist keine Rede mehr, auch findet dieser nur noch im Sinne des osmotischen Gefälles statt.

---

[1]) Siehe auch Czerny, V., Arch. mikr. Anat. Bd. 5, 1869, S. 158; Yasuda Atsushe, Annot. Zool. Japon Vol. 1, 1897, p. 23; Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo Vol. 13, 1900, p. 101. (Gewöhnung von Protozoen an abnorme Salzkonzentrationen; vor Enriques.)

[2]) Nach Höber und Cohnheim.

[3]) Voit und Bauer, Zeitschr. Biol. Bd. 5, 1869, S. 536.

[4]) Cohnheim, Otto. Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 9.

[5]) Reid, W., Phil. Trans. Roy. Soc. London (B.) Vol. 192, 1900, p. 211.

[6]) Cohnheim, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 35, 1902, S. 416 (am isolierten Octopusdarm).

Über die Kräfte, denen nun die „physiologische" Absorption zuzuschreiben ist, sind wir noch so gut wie nicht unterrichtet. Faßte man früher die Darmwand als feuchte „tierische Membran" auf, durch die gelöste Stoffe durchtreten sollten, wie die Salze durch das Pergamentpapier des Dialysators, so wissen wir heute, daß die Absorption schon an sich ein komplizierterer Vorgang ist. Die meisten, vielleicht alle Stoffe treten nicht durch die Darmwand hindurch, sondern sie werden zunächst in das Innere der Darmzelle aufgenommen, vom Protoplasma wohl meist irgendwie verändert, und dann erst dem eigentlichen Organismus übergeben. Die Frage lautet heute also: Wie gelangen die Substanzen in das Innere von Zellen, die gegen endosmotisches Eindringen solcher Stoffe abgeschlossen sind. Nach unseren heutigen Vorstellungen[1]) besitzen die Zellen allgemein eine Oberflächenschicht aus fettartigen Substanzen (Lipoiden), durch welche jener Abschluß offenbar gewährleistet wird. Sie schützen die Zellen vor dem unmittelbaren Eintreten wässeriger Lösungen, nicht aber vor denjenigen Stoffen, die Lipoide aufzulösen vermögen (Äther, Chloroform etc.), daher denn auch die letzterwähnten Substanzen ohne weiteres etwa in die Zellen des Zentralnervensystems eindringen und daselbst ihre narkotischen Wirkungen entfalten können: alle narkotischen Mittel sind „lipoidlöslich". Aber für unser Problem der Absorption gewinnen wir aus dieser Betrachtung nichts; denn bis auf Fett sind alle Nahrungsmittel, oder ihre Spaltprodukte, wasserlöslich, nicht „lipoidlöslich" und Fett wird vor der Absorption sicherlich erst wasserlöslich gemacht. Aber böte auch das Eindringen von Nahrung in die Darmzellen auf Grund ihrer Löslichkeit in den Lipoiden der Plasmahaut keine solche Schwierigkeit, nichts erklärte die „Flüssigkeitsströme, die Wasser und gelöste Substanzen völlig unabhängig von den Gesetzen der Osmose in fest bestimmter Richtung transportiert" (Cohnheim, Vorlesungen S. 304). Kurz, die eigentliche Mechanik der Absorption: das Durchlässigwerden der Zellmembran für bestimmte Stoffe, das Transportieren der Lösungen, müssen wir als durch „physiologische" (d. h. zurzeit rätselhafte) Zellkräfte bedingt ansehen, die, auf physikalisch-chemische Kräfte zurückzuführen, bislang nicht gelingt, die aber jedenfalls komplizierter sind, als man früher glaubte.

G. Enddarm und Kot.

Während nun die lösliche Substanz in die Darmzelle eindringt und daselbst weiteren Schicksalen entgegensieht, hat der Darm die Aufgabe, alles Unverdauliche, d. i. alle Substanz, die sich in den verdauenden Säften nicht löst, aus dem Organismus zu entfernen. Abgesehen von Cölenteraten, Turbellarien und Trematoden dient hierzu der Enddarm, der durch den After nach außen mündet, während bei Cölenteraten, Plattwürmern und einigen höheren Formen, deren Darm hinten blind geschlossen ist, der Mund zugleich die Öffnung ist, durch welche der Kot nach außen befördert wird. Zunächst, d. h. bei niedrig stehenden Tieren, übrigens bei fast allen Wirbellosen, beschränkt sich der Enddarm auf die Tätigkeit, den Kot hinauszubefördern; höchstens sezerniert er noch Schleim, berufen, diese Beförderung zu erleichtern, oder aber um den Kot eine feste Hülle zu bilden, die aus ihm eine kompakte Masse macht. Bei Insekten

[1]) Overton, Arch. ges. Physiol. Bd. 92, 1902, S. 115 u. a. O.

und Wirbeltieren nimmt der Enddarm aber auch noch an der Verdauung selbst teil[1]). Bei den Insekten werden wir das zu zeigen haben; bei Säugetieren aber findet im Dickdarm eine „Nachverdauung" statt, offenbar eine Leistung von Fermenten, die aus dem Dünndarm mit den Nahrungsmassen in den Dickdarm übergetreten sind. Fermente des Dickdarms selbst sind nicht bekannt. Aus dem Bestehen solch einer Nachverdauung ergibt sich, daß hier im Dickdarm ihre Produkte auch absorbiert werden müssen; man weiß, daß der Kot hier eingedickt wird und daß die Reste der löslichen Kohlehydrate und Eiweißkörper hier verschwinden. Neuere Beobachtungen (mit Hilfe der Röntgenstrahlen) über die Darmbewegung, weisen auf ein längeres Verweilen der Nahrung im Dickdarm hin, offenbar auch zum Zwecke der Absorption. Bei den Insekten werden wir Klappen kennen lernen, die solch ein Verweilen im Enddarm bedingen.

Über die Beschaffenheit des Kotes läßt sich Allgemeines nicht sagen. Das Studium seiner Zusammensetzung hat für die Physiologie die große Bedeutung, daß man feststellen kann, wieweit die Nahrung jeweils ausgenützt worden ist.

In der Regel scheint der Kot bei Wirbellosen noch ziemlich reich an unverwerteten Nährstoffen zu sein, auch in solchen Fällen, wo leicht verdauliche Nahrung (z. B. Pflanzensäfte bei Pflanzenläusen, Mehl beim „Mehlwurm") verzehrt wurde. Bei Säugetieren hingegen ist die Nahrungsausnutzung eine sehr vollkommene. Handelt es sich um Tiere, die leicht verdauliche Substanzen aufzunehmen pflegen, dann spielen Nahrungsreste im Kote kaum eine Rolle:

Kot wird von Säugetieren auch im Hunger abgegeben und bildet sich sogar in isolierten (abgebundenen) Darmschlingen. Gibt man nun nach einer Hungerperiode, z. B. einem Menschen, leicht verdauliche Kost (wie Fleisch, Leim, Maccaroni, Zucker, Weißbrot etc.), so wird nunmehr ein Kot abgesetzt, der sich qualitativ vom Hungerkote nicht unterscheidet; nur die Menge nimmt etwas zu. In solchen Fällen dürften Reste der Verdauungssekrete, Schleim, ausgestoßene Zellen und Bakterien die Hauptmenge des Kotes bilden. Andererseits, wenn die Nahrung nicht vollkommen verdaulich ist, so finden sich in den Exkrementen naturgemäß auch solche unverdaulichen oder schwerverdaulichen Substanzen (Pflanzenfaser etc.)[2]).

Übrigens kommt der Dickdarm auch als Ausscheidungsorgan in Betracht, berufen, Substanzen, die sich schon im Körper (in der Zirkulation) befinden und die entfernt werden sollen, durch Sekretion abzugeben. (Man nennt diese Absonderung von Abfallprodukten, im Gegensatz zur Bildung von Nutzstoffen, „Exkretion".) Solche Abfallprodukte, wie Salze, aber auch künstlich dem Organismus einverleibte Stoffe werden dann dem Kote beigemengt.

Zum Transport der Inhaltsmassen, und zur Herausbeförderung des Kotes, dienen „peristaltische" Bewegungen aller Darmteile, der Art, wie wir sie für den Vorderdarm kurz kennen lernten. Dünn- wie Dickdarm (Säugetiere) vermögen außerdem noch andere, z. B.

---

[1]) Wir werden uns meistens nicht auf eine durchgreifende Diskussion darüber einlassen können, ob ein als Enddarm bezeichneter Darmabschnitt auch wirklich embryologisch als solcher zu betrachten sei (ektodermale Abkunft). Wir werden uns vielmehr auf anatomisch-histologische Kriterien beschränken müssen.

[2]) In manchen Fällen werden wir sehen, daß die Ausnützbarkeit der Nahrung in einer bestimmten Beziehung zur Größe der resorbierenden Darmoberfläche steht, die ja, bei günstiger Ausnützbarkeit, relativ kleiner sein kann.

„Pendelbewegungen" zum Mischen der Inhaltsmassen auszuführen. Wir bedürfen ihrer näheren Kenntnis nicht. „Antiperistaltik" verläuft in umgekehrter Richtung wie Peristaltik (von hinten nach vorn). Der zeitweiligen Antiperistaltik des Dickdarms ist es zuzuschreiben, daß in ihm der Darminhalt längere Zeit verweilt. Die Darmbewegungen der Säugetiere vermögen sich weitgehend den verschiedensten Umständen anzupassen.

H. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung.

Was geschieht mit den Produkten der Verdauung, die von den Darmepithelzellen aufgenommen (absorbiert) wurden? Zweierlei ist möglich: Entweder die Darmzelle baut diese Verdauungsprodukte (ganz oder teilweise) wieder zu den Körpern auf, die sie vor der Verdauung waren, oder sie geben sie unmittelbar, noch als Spaltprodukte, an den Organismus ab. Für Wirbellose dürfte die erstgenannte Möglichkeit im großen und ganzen charakteristisch sein, wenn wir auch in keinem Falle dafür einstehen können, daß nicht etwa ein Teil der Spaltprodukte, ohne zuerst zum Ausgangskörper rekonstruiert zu sein, unmittelbar dem Organismus übergeben werde.

Die Säugetiere verhalten sich offenbar, je nach dem Stoffe, der in Betracht kommt, verschieden. Kohlehydrate, die als Monosaccharide resorbiert wurden, gelangen auch als Monosaccharide in die Zirkulation. Spritzt man Rohr- oder Milchzuckerlösungen in das Blut, so werden sie gleich Fremdkörpern im Harne ausgeschieden. Erst wenn die absorbierten Kohlehydrate als Reserven abgelagert werden sollen, erfolgt ihr Wiederaufbau zu einem Polysaccharid (Glykogen). Blutzucker ist stets Traubenzucker.

Für die absorbierten Spaltprodukte des Eiweiß stehen diese Dinge noch nicht völlig fest. Man glaubte früher, mit Bestimmtheit annehmen zu dürfen, daß diese Spaltprodukte beim Durchtritt durch die Darmwand wieder aufgebaut werden, um als Bluteiweiß in den Kreislauf einzutreten. Man fand im Blute während der Resorption weder Peptone noch Aminosäuren und überhaupt keinerlei andere Aminosäuren als im Hungerzustande. Trotzdem glauben manche Forscher (Cohnheim), daß den Organen vom Darme her die Eiweißkörper in Form von Aminosäuren zugeführt werden[1]).

Fette werden wohl sicherlich von den Darmepithelzellen, aus ihren resorbierten Spaltprodukten wieder hergestellt. In den Lymphgefäßen, die das Fett nach der Absorption übernehmen, findet man während der Verdauung stets nur Neutralfette. Diese Synthese von Neutralfett aus Glycerin und Fettsäure findet nur in der lebenden Darmzelle statt.

Den Weg, den die absorbierte und teilweise wieder aufgebaute Nahrung in den Organismus hinein einschlägt, deuteten wir schon an. Wasserlösliches (Eiweiß, Zucker) wird von den Blutbahnen aufgenommen, und durch die Pfortader der Leber zugeführt; Fette gelangen in die Lymphbahnen des Darmbindegewebes („Chylusgefäße", ihr Inhalt ist der Chylus), durch diese in den Ductus thoracicus, die Vena anonyma sinistra, das Herz. Auch bei vielen Wirbellosen werden wir Darmblutgefäße kennen lernen. Das Zirkulationssystem der Wirbellosen ist noch ein-

[1]) Siehe hierzu auch neuerdings Belleei, A. und G. Polara, Sull azione del fegato nell' utilizzazione degli ammido-aceti Arch. Fisiol. Firenze, Vol. 8, 1910, p. 334.

heitlich, zerfällt noch nicht in Blut- und Lymphbahnen, welche Absorpta aufzunehmen berufen sind. Bei niederen Formen, denen ein eigentliches Zirkulationssystem fehlt, werden wir andere Wege der Nahrungsverteilung durch den Organismus kennen lernen.

J. Reservestoffe.

Die Absorpta, die nicht unmittelbar Verwendung im Stoffwechsel finden, werden, soweit möglich, als Reservestoffe an bestimmten Stellen des Tierkörpers abgelagert. Bei Wirbeltieren kommen als solche Reserven nur Fett und Glykogen in Betracht. Eiweiß scheint bei Säugetieren nicht gespeichert werden zu können: was absorbiert wurde, muß in den Stoffwechsel eintreten, sofern es nicht zum Aufbau der Elemente des Organismus selbst verwandt wird. Eine „Eiweißmast" kann, beim Menschen etwa, nur dadurch verwirklicht werden, daß die lebenden Zellen ihren Gehalt an plasmatischen Elementen vermehren. Bei Wirbellosen werden wir Eiweißkugeln, Eiweißkrystalle als (totes) Reservematerial kennen lernen.

Fett wird bei Säugetieren, wie mitgeteilt, dem Blutkreislauf übergeben im Körper verteilt, und — soweit es nicht verbraucht wird — in der Leber und allerorts im Bindegewebe, in besonderen Zellen (Fettzellen), in Tropfenform abgelagert.

Das Reservefett kann auch aus Kohlehydraten und (in geringerem Maße) auch aus Eiweiß [1]) gebildet werden. Auch bei Wirbellosen werden wir Fett als Reservematerial sehr häufig begegnen. Zunächst im Darmepithel selbst, dessen Absorptionszellen allgemein auch Reservestoffe zu speichern imstande sind. Ferner ist auch bei den Wirbellosen das Bindegewebe („Fettkörper") der wichtigste Ablagerungsplatz für Fett. Auch bei Wirbellosen werden wir einiges über Fettbildung aus Kohlehydraten und Eiweiß hören.

Glykogen findet sich bei Wirbeltieren hauptsächlich in der Leber, dann in den Muskeln etc. Außer aus dem absorbierten Zucker wird es aus Eiweiß (und auch aus Glycerin) gebildet.

Glykogen ist auch bei Wirbellosen sehr verbreitet und findet sich an den verschiedensten Stellen des Körpers (besonders in den Zellen der resorbierenden Darmteile, zumeist den Resorptionszellen selbst). Bei Caliphora wurde die Glykogenbildung aus Eiweiß durch Weinland wahrscheinlich gemacht.

Bei Protozoen lernen wir außer Glykogen (und Stärke), Reservekohlehydrate kennen, die sich bezüglich ihres Verhaltens gegenüber Reagenzien etwas abweichend verhalten, mit Stärke und Glykogen also wohl nicht identisch sind (Paramylum, Paraglykogen).

Bei Wirbellosen werden wir auch anorganische Reservestoffe (Kalk) kennen lernen.

Im Hunger zehrt der Organismus von den aufgstapelten Reserven.

K. Die Leber der Wirbeltiere (Säugetiere).

Im Verlaufe dieser Übersicht kamen wir schon öfters auf die Leber und ihr Sekret bei den Säugetieren zu sprechen. Wir erwähnten kurz, daß das Sekret der Leber einige Hilfe bei der Verdauung, vornehmlich der Fette leiste, hörten, daß wasserlösliche Absorpta aus den Darmblut-

[1]) Cremer, M., Zeitschr. Biol. Bd. 38, 1898, S. 309.

gefäßen, der in Frage stehenden Drüse zugeführt werden, und endlich, daß sie sich an der Speicherung der Reservestoffe beteilige. Die Leber ist ursprünglich nichts, als eine Darmdrüse, eine drüsenförmige Ausstülpung des Darmepithels. Allein, im ausgebildeten Zustande unterscheidet sie sich, was Bau und Funktion betrifft, sehr weitgehend von einer einfachen Darmdrüse, wie z. B. das Pankreas eine ist. Die Leber ist vor allem durch einen doppelten Blutkreislauf ausgezeichnet. Eines der beiden Blutsysteme dient, das Lebergewebe zu ernähren (Leberarterie), das andere aber, der Leber eine große Menge venöses Blut zur Verarbeitung zuzuführen (Pfortader). Unter anderem handelt es sich hier um dasjenige Blut, das, von den Verdauungsorganen kommend, mit absorbierter Nahrung beladen ist. Da nun die Verarbeitung von Blut die Hauptaufgabe der Leber ist, so zeichnet sie sich ihrem Baue nach, auch durch die innige Beziehung ihrer Elemente zu dem Blutcapillarsystem aus, welches die Pfortader in ihr bildet. Während aber andere Drüsenzellen die Mittelsperson zwischen den Blutgefäßen, die ihnen die, zu ihrer Arbeit notwendigen Stoffe liefern, und dem Drüsenausführgang sind, haben wir die Leberzellen in erster Linie als Mittelspersonen zwischen zuführendem und ableitendem Blutstrom zu betrachten: Die Leber ist eine „Blutdrüse" mit „innerer Sekretion". Daneben ergießt die Leberzelle freilich auch Sekrete in eigentümliche Ausführgänge, die Gallencapillaren, die zum Gallengang vereinigt (mit dem Sammelreservoir, der Gallenblase), schließlich in den Anfang des Dünndarms münden. Das in den Darm ergossene Sekret, die „Galle", wollen wir uns zuerst ansehen.

Die Galle ist ein Gemenge verschiedener Stoffe, die teils die Verdauung fördern (gallensaure Salze, siehe oben), teils als Abfallprodukte, Exkrete, aufzufassen sind. Daneben finden sich Lipoide (Lecithin, Cholesterin), schleimartige Eiweißkörper, welch letztere wohl als Sekrete der Ausführwege zu betrachten sind usw. Fermente läßt die Galle durchaus vermissen.

Die Gallensalze sind Natronsalze der Gallensäuren (Taurochol- und Glykocholsäure). Die Säuren selbst sind die Produkte der Vereinigung von Eiweißspaltprodukten (nämlich des Glykokolls = Aminoessigsäure und des Taurins = Aminoäthylsulfonsäure eines Derivats der Aminosäure Cystin) mit der Chol- oder Cholalsäure, einem „spezifischen Produkt der Leberzellen". Ihre Bedeutung für die Verdauung soll hier nicht wiederholt werden [1]).

Wichtig für uns ist die Methode ihres Nachweises. Man hat sich bei Wirbellosen bislang nur der Pettenkoferschen Reaktion bedient: Zusatz von Rohrzucker und, tropfenweise, von konzentrierter Schwefelsäure, gibt (bei 70 °) kirschrote bis prachtvoll purpurrote Färbung. Verdünnt man nun mit Alkohol und untersucht spektroskopisch, so erhält man einen Absorptionsstreifen zwischen D und E (neben E) und einen zweiten vor F. Zahlreiche andere Körper geben jedoch die gleiche Farbreaktion (Eiweiß, Ölsäure etc.). Es ist also zur Feststellung des Vorhandenseins von Gallensäuren mindestens vorsichtiges Entfernen von Eiweiß und spektroskopische Nachprüfung unerlässig.

Die Gallenfarbstoffe (vornehmlich Bilirubin und Biliverdin). Die Muttersubstanz der Gallenfarbstoffbereitung, die übrigens keines-

[1]) Siehe auch Buglia, G., Biochem. Zeitschr. Bd. 25, 1911. S. 239 und Korentschewsky, W. G., Arch. Sc. biol. St. Pétersbourg T. 11, 1910, p. 267. Hiernach würden die gallensauren Salze auch die Verdauung der Stärke und von Eiweiß, durch Pankreassaft, fördern.

wegs durchaus auf die Leber beschränkt ist, ist der Blutfarbstoff Hämatin, d. i. der eisenhaltige rote Farbstoff, der, mit Eiweiß (Globin) verbunden, Hämoglobin bildet. Bei der Entstehung der Gallenfarbstoffe gehen jedenfalls rote Blutkörperchen zugrunde, der Farbstoff wird zerlegt, das Eisen abgespalten, es entsteht Bilirubin, dessen Oxydationsprodukt Biliverdin ist. Dies zu wissen ist bei Beurteilung der häufig auftauchenden Frage nach dem Vorkommen von Gallenfarbstoffen bei Wirbellosen wichtig, denn das Auftreten von solchen Exkreten setzt die Zerstörung von Hämoglobin voraus. So wird es uns nicht wundernehmen, mit einiger Bestimmtheit nur in dem einen Fall das Vorhandensein von Gallenfarbstoffen bei Wirbellosen festgestellt zu finden, wo das Tier, der Blutegel nämlich, Wirbeltierblut als Nahrung aufnimmt und eben zersetzt (Spieß, siehe Exkretion). Andererseits werden wir die Verwandtschaft des Hämoglobins mit dem Chlorophyll[1]) der Pflanzen berücksichtigen müssen und erwarten, als Zersetzungsprodukt des mit der Nahrung aufgenommenen Chlorophylls, gelegentlich Farbstoffen zu begegnen, die ihrerseits mit den Gallenfarbstoffen Verwandtschaft zeigen. Bemerkt sei, daß in der Galle der Wiederkäuer ein Farbstoff vorkommt, der aus dem Chlorophyll der gefressenen Pflanzen stammt, das Phylloerythrin.

Zum Nachweis der Gallenfarbstoffe pflegt man sich (in der Literatur über Wirbellose) der Gmelinschen Reaktion zu bedienen. Die betreffende zu untersuchende Lösung wird mit Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, unterschichtet. An der Berührungsstelle treten, falls Gallenfarbstoffe vorhanden sind, folgende Farben auf (von der Salpetersäure an gerechnet): gelbrot, rot, violett, blau, grün. Alkohol darf nicht zugegen sein.

Cholesterin und Lecithin nötigen uns in diesem Zusammenhange keine weitere Betrachtung ab; sie sind für Galle nicht charakteristisch und kommen auch sonst im Organismus vor.

Die Leber als Blutdrüse. Diese Leistungen der Leber können hier nur angedeutet werden. Die Leber empfängt zunächst durch die Pfortader die wasserlöslichen Absorpta, und es dürfte keinem Zweifel unterliegen, daß diese Absorpta in der Leber weitergehende Veränderungen erfahren. Am deutlichsten läßt sich dies für die Kohlehydrate zeigen: Die Leber spielt im Kohlehydratstoffwechsel eine ausschlaggebende Rolle, indem sie dem Blute, wenn es (also beispielsweise durch reichliche Absorption) im Übermaß mit Zucker beladen ist, den Zuckerüberschuß abnimmt und als Glykogen festlegt (Leberglykogen). Sinkt der Zuckergehalt des Blutes durch Verbrauch im Stoffwechsel unter Norm, so löst die Leber durch intracelluläre Fermente ihr Glykogen auf und ergänzt, das Lösungsprodukt dem Blute übergebend, den Blutzucker. So ist die Leber dem Glucosegehalt des Blutes gegenüber ein genauer Regulator. Neben solcher Verarbeitung, wohl auch „Reinigung" oder „Assimilation" der Absorpta, neben ihrer Leistung als Speicher von Glykogen und Fett, kommt der Leber noch eine Reihe anderer Funktionen zu, die mit der Ernährung nicht in unmittelbarer Beziehung stehen: Bildung von Harnstoff und Harnsäure aus den Ammoniakverbindungen, die als Endprodukte des Stickstoff- (Eiweiß-) Stoffwechsels entstehen. Diese Leberprodukte gelangen wieder in die Zirkulation und werden von da durch die Nieren ausgeschieden. Auch körperfremde Substanzen, die irgendwie in das Blut gelangten, werden

[1]) Marchlewski, Die Chemie des Chlorophylls 1895. Siehe in neuerer Zeit die Arbeiten Wilstätters.

in der Leber weitgehend verändert, Gifte teilweise in unschädliche Körper verwandelt u. a. m.

Bei wirbellosen Tieren sind, vorwiegend aus anatomischen Gründen, häufig Darmdrüsen mit dem Namen „Leber" belegt worden. Wir werden eingehend zu untersuchen haben, ob sich die Funktion dieser Drüsen mit denen der Leber irgendwie vergleichen läßt.

Den **Stoffverbrauch** werden wir im zweiten Bande kennen lernen.

Die Protozoen.

Die Nahrung der Protozoen ganz allgemein, zeichnet sich durch große Mannigfaltigkeit aus. Vorab finden wir in diesem Tierkreise sowohl tierische als pflanzliche Ernährung, letztere besonders unter den Flagellaten. Die Formen mit pflanzlicher Ernährung aus dem Tierreiche auszuschließen und den Pflanzen zuzurechnen, geht schon deshalb nicht, weil nahe Verwandte von ihnen, sich, was die Ernährung anbetrifft, wie echte Tiere verhalten können (Euglenen sind solche Formen mit pflanzlicher Assimilation).

Da wir uns ausschließlich mit den eigentlich tierischen Vorgängen beschäftigen, so werden wir unsere Betrachtung auf die Formen beschränken, welche nicht pflanzlich assimilieren.

I. Die Sarcodinen.

A. Die Nahrung der Sarcodinen.

Die Sarcodinen sind nackte oder beschalte Protozoen; auch bei den beschalten Formen tritt ein Teil des Protoplasmas nackt zutage. Im Dienste der Bewegung und der Nahrungsaufnahme stehen formveränderliche, nicht schwingende Fortsätze des Protoplasmas. (Lang). Diese Fortsätze „Pseudopodien", sind bei den Amöbenartigen (Lobosa) lappenförmig und werden hier „Lobopodien" genannt. Bei den übrigen Sarcodinen (Filosa), sind die Pseudopodien fadenförmig dünn.

Ein Zellmund oder ein Zellafter fehlt allen Sarcodinen.

Wenn in der Ernährung der Protozoen im Wasser gelöste Nährstoffe (im Sinne Pütters) keine wesentliche Rolle spielen (vorderhand haben wir keinen Grund, ihnen solch eine Rolle zuzuerkennen)[1]), so kommen für die Sarcodinen als Nahrung in erster Linie kleine Körperchen aller Art in Betracht. Als solche können wir nennen: „Detrituskörnchen", d. h. die Produkte des Zerfalls abgestorbener Lebewesen. Dann vor allem Bakterien: viele Amöben leben, wie es scheint, ausschließlich von Bakterien. Ferner kleine Wesen pflanzlicher (Diatomeen etc.) und tierischer Natur.

---

[1]) Bis jetzt ist es noch nicht einmal gelungen, Amöben auf künstlichen „Nährböden" zu erhalten, ohne daß Bakterien vorhanden waren. Die Anwesenheit der Bakterien aber spricht dafür, daß diese eben die eigentliche Nahrung der betreffenden Amöben waren.

unter denen Einzellige wohl die größte Rolle spielen. Im ganzen können wir unterscheiden, einmal zwischen unbeweglichen oder langsam beweglichen Beuteobjekten, welche vornehmlich den Sarcodinen mit lappenförmigen Fangorganen zur Nahrung dienen, und dann schnell beweglicher Beute, für welche die Formen mit fadenförmigen „Pseudopodien" oft vorwiegend eingerichtet zu sein scheinen. Dies gilt unter anderem für Sonnentierchen.

Die Nahrung beschränkt sich aber keineswegs auf kleinste Körperchen, also etwa auf einzellige Wesen: Doflein[1]) fand, daß Amoeba vespertilio unter anderem freilebende Nematoden frißt (daneben Rotatorien, Eier und Larven kleiner Kruster). Sonnentierchen (Heliozoen) fressen niedere Krebsarten: Daphniden, ferner Rädertierchen. Auch vielzellige Algen werden von den Sarcodinen keineswegs verschont. Amoeba verrucosa vermag lange Oscillarienfäden aufzunehmen. Vampyrella spirogyrae lebt von Spirogyrafäden. Rhumbler[2]) beobachtete ein Actinosphärium, das eine Diatomee von 288 μ gefressen hatte und daraufhin nicht mehr Kugel- sondern Ellipsoidgestalt aufwies (Hauptachse 295 μ, Nebenachse 159 μ.)

Zooxanthellen. Man schreibt eine bedeutende Rolle, vorab bei der Ernährung der Radiolarien, gewissen einzelligen Algen zu, welche „symbiotisch" im Innern der Protozoen beobachtet werden, bei manchen Formen im Extracapsulum, bei anderen innerhalb der Zentralkapsel. Man nennt sie Zooxanthellen. Der tierische Organismus dürfte ihnen Kohlensäure, sie ihm Assimilate bieten. Brandt[3]) hat für die koloniebildenden Formen (Colliden oder Polycyttarien) diese Abgabe von Stärke der Zooxanthellen an die Radiolarien nachgewiesen. Brandt ist der Ansicht, daß solche Radiolarien ausschließlich durch ihre Kommensalen leben, während gewisse Foraminiferen, bei denen sich gleichfalls symbiotische Algen finden, nebenher noch Diatomeen, Radiolarien und Kopepoden fressen (Rhumbler)[4]). Nach Haecker[5]) dürfte solche Doppelernährung auch manchen Radiolarien nicht abzusprechen sein; übrigens fehlen diese Kommensalen vielen Radiolarien.

Zoochlorellen[6]). Neben Zooxanthellen kommen auch, und zwar sehr verbreitet, grüne einzellige Algen, Zoochlorellen, als Kommensalen von beschalten und unbeschalten Lobosen (Amöben) vor, ferner bei Heliozoen. Daß es sich wirklich um (kernhaltige, Brandt[7])) Algenzellen handelt, ergibt sich daraus, daß sie auch unabhängig vom tierischen Organismus leben können (G. Entz)[8]). Über die Art, wie wir uns die Vergesellschaftung vorzustellen haben, geben Versuche über künstliche Infektion Auskunft, die bei Sarcodinen und Infusorien, verschiedenen Autoren gelangen. Wir beschränken uns auf ein Beispiel: F. Doflein[9]) konnte Amoeba vespertilio dadurch mit Zoochlorellen infizieren, daß er sie die zerdrückten Reste von Exemplaren von Frontonia leucas (holotriches Infusor) fressen ließ, die reichlich Zoochlorellen enthielten. Diese ent-

[1]) Arch. Protistenk. 1907. Suppl. 1, S. 250.
[2]) Rhumbler, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 1, 1902, S. 279 (p. 371).
[3]) Brandt, Fauna und Flora des Golfs von Neapel Nr. 13 (Sphärozoen) 1885.
[4]) Rhumbler, Nordisches Plancton Bd. 14. Kiel, Leipzig 1901.
[5]) Haecker, Wissensch. Erg. Deutsch. Tiefseeexp. Valdivia Bd. 14, 1908.
[6]) Allgemeines nach Bütschli (in Bronn) und Biedermann, Winterstcins Handb. vergl. Physiol. Bd. 2, H. 1, S. 409.
[7]) Brandt, K., Biol. Zentralbl. Bd. 1, 1881, S. 524 (bei Infusorien etc.).
[8]) Entz, Geza, Biol. Zentralbl. Bd. 1, 1882. S. 646, Bd. 2, 1882, S. 451.
[9]) Doflein, Arch. Protistenk., 1907. Suppl. 1, S. 250.

gingen (wie bei ähnlichen Versuchen anderer Autoren) der Verdauung, und blieben auch in den Nachkommen (im Endoplasma) am Leben. Wichtig ist, daß diese künstlich infizierten Amöben nach der Infektion nicht nur gut gediehen und über ihre ursprüngliche Normalgröße hinausgingen, sondern auch ohne jede Nahrung leben konnten; sie lebten noch lange, als Dofleins übrige Kulturen längst abgestorben waren. Trotzdem aber fraßen die grünen Amöben auch andere Nahrung, doch niemals so große Tiere, als ihre nicht grünen Artgenossen es tun. Wenn auch die Ansichten über die ernährende Bedeutung der Zoochlorellen (wie der Zooxanthellen) geteilt sind, so weist doch dieser wie manch anderer Fall darauf hin, daß die Träger jener Algenzellen diesen nicht nur Vorteile gewähren, sondern von ihnen auch Nutzen (wohl Assimilate) haben können.

Parasiten. Unter den Sarcodinen und überhaupt unter den niederen Protozoen gibt es viele Parasiten. Es sei an die parasitären Amöben (z. B. Gattung Entamöba) erinnert. Entamoeba histolytica mag als Beispiel dienen, die Erregerin der „Amöbenenteritis", die im Dickdarm, von Bakterien, Blutkörperchen, Darmzellen lebt. Unter ihrem Einfluß sterben Darm- und Drüsenepithelien (Einwanderung in die Darmdrüsen) ab, werden abgestoßen und vom Parasiten gefressen. Dieser vermag weiter in die Gewebe einzudringen und an verschiedenen Stellen Abszesse zu erzeugen (beim Menschen) [1]). Die wichtigsten Parasiten finden wir in der Klasse der Sporozoa vereinigt, auf die wir im einzelnen nicht eingehen werden. Ihnen gehören eine Reihe von Erregern hochwichtiger Krankheiten an (Hämosporidien u. a.). Viele sind amöboid (z. B. zeitweise die Malariaerreger) und nehmen ihre Nahrung (den Inhalt roter Blutzellen, in die sie eindringen, Malariaparasiten) wohl amöboid auf (Bildung einer Nahrungsvakuole, Auftreten eines Umwandlungsproduktes des Hämoglobins in ihnen: Melaninkörnchen). Andere absorbieren aber sicherlich die Säfte oder den Darminhalt ihres Wirtes mit der Körperoberfläche oder mit besonderen Aufnahmeorganen (Haftfasern der Gregarinen) [2]).

B. Nahrungsfang und Aufnahme.

Da die Sarcodinen nur über sehr mangelhafte Ortsbewegung verfügen, so können sie sich leichtbewegliche Beutetiere nicht durch Jagd verschaffen. Daher sehen wir sie von ihren Plasmafortsätzen auf zweierlei Weise Gebrauch machen: 1. die lappenförmigen Fortsätze (Lobopodien) dienen vornehmlich zum Ergreifen von leblosen, oder mehr oder weniger unbeweglichen Wesen. 2. Schnellschwimmende Tiere werden durch netz- oder strahlenförmig ausgebreitete Plasmafäden (Pseudopodien) gefangen, die sozusagen als Falle dienen. Daß sich in netzartigen Pseudopodien gelegentlich aktiv unbewegliche Pflanzenzellen fangen können, ist natürlich nicht ausgeschlossen.

1. Fang der Beuteobjekte durch lappenartige Plasmafortsätze (Lobopodien).

Das Plasma der Amöbe besteht aus zwei Teilen: einer oberflächlichen dünnen Schicht, dem Exoplasma, und dem von diesem eingeschlossenen Endoplasma. Nur letzteres enthält die verschiedenartigen Einschlüsse

[1]) Braun, M., Die tierischen Parasiten des Menschen. Würzburg, Kabitzsch 1908, S. 37.

[2]) Siehe z. B. Doflein, F., Allgemeine Naturgeschichte der Protozoen. Jena, G. Fischer 1909. Braun S. 115.

(Körnchen, Nahrung, Reservestoffe etc.), während das Exoplasma, wie es scheint, unter anderem die Ortsbewegung veranlaßt.

Diese Ortsbewegung ist recht wohl dem Fließen eines zähflüssigen Tropfens vergleichbar [1]). Sie kommt dadurch zustande, daß die Amöbe einen Teil ihrer Körpersubstanz (Exo- aber auch Endoplasma) in Gestalt eines Zipfels von, je nach Art, mannigfaltiger Gestalt vorfließen läßt (Lobopod), worauf dann das übrige Plasma nachfließt.

a) Nahrungsaufnahme durch bloßes Umfließen unter Berührung des Objektes („Zirkumfluenz", Rhumbler) [2]).

Die skizzierte Bewegungsart wird unmittelbar zur Aufnahme kleiner Nahrungskörper verwandt: Solch ein Körperchen, das, wie schon angedeutet, keine große Eigenbewegung besitzen darf, wird „umflossen", d. h. die Amöbe, welche den Körper berührt, wird durch die Berührung veranlaßt, Lobopodien derart auszusenden, daß sie, den Fremdkörper von mehreren Seiten umfassend oder umfließend, ihn zuletzt vollkommen einschließen und ihn so dem Endoplasma zuführen. Der Prozeß dieser Umfließung kann lange Zeit beanspruchen.

Rhumbler [3]) beobachtet bei Amoeba verrucosa, daß die Aufnahme eines Bakterienhäufchens, das, durch Gallerte zusammengehalten, nur

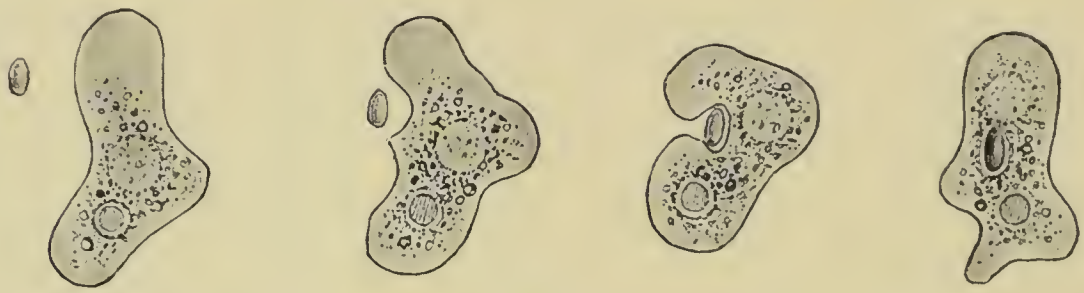


Fig. 1.

Amoebe, eine Algenzelle fressend. „Zirkumvallation". Vier aufeinanderfolgende Stadien der Nahrungsaufnahme (n. Verworn).

0,025 mm Durchmesser hatte, 5 Minuten in Anspruch nahm. Doch gibt es auch Arten, bei denen die Aufnahme sehr rasch vor sich geht, z. B. A. geminata (Rhumbler).

b) Umfließen ohne vorherige Berührung. Zirkumvallation Fig. 1, (Rhumbler).

Verworn [4]) (S. 155) beschreibt solch ein Umfließen, das schon mehr einer Jagd gleicht und das dadurch charakterisiert ist, daß die Amöbe die Beute nicht vorerst zu berühren braucht: Die Algenzelle, welche die Amöbe zu umfließen sich anschickt, wird durch das herandrängende Plasma fortgeschoben, derart, daß der erste Versuch des Erfassens mißlingt. „Nach mehreren fruchtlosen Versuchen gelingt es häufig der Amöbe, die Algenzelle in eine solche Lage zu bringen und durch ein feines klebriges Sekret so festzuhalten, daß ihre Pseudopodien [5]) die Alge vollständig umgreifen können." Solch ein klebriger Saft scheint bei Sarcodinen überhaupt eine große Rolle zu spielen.

---

[1]) Neben der „fließenden" Ortsbewegung ist bei manchen Formen eine „rollende" beobachtet worden, die uns aber hier nicht beschäftigen soll. Vgl. den Teil über Bewegung.

[2]) Rhumbler, L., Arch. Entw.-Mech., Bd. 30, T. 1, 1910, S. 194.

[3]) Rhumbler, L., Arch. Entw.-Mech., Bd. 7, 1898, S. 104.

[4]) Verworn, M., Allgemeine Physiologie. Jena, G. Fischer, Aufl. 4, 1903.

[5]) Dieser Name wird häufig auch für „Lobopodien" angewendet.

Nach Greenwood[1]) geschieht das Umfließen der Beute in einer ganz bestimmten Reihenfolge der Lobopodienbewegung: zuerst erfolgt Umschließung in der Horizontalen, d. h. das Objekt wird seitlich eingefaßt; dann erst fließt das Amöbenplasma über und unter der Beute zusammen.

Der Umstand, daß (manche) Amöben einen klebrigen Fangsaft ausscheiden, bedingt es, daß sie, freilich seltener, auch frei bewegliche Organismen zu erjagen vermögen. Rhumbler beobachtet, wie eine Amoeba verrucosa ein kleines Infusor aufnimmt, das „wie an einem Fliegenstock auf dem klebrig gewordenen Ektoplasma hängen blieb und dabei in eine Lähmung fiel, aus der es erst erwachte, nachdem sich das Ektoplasma allseitig um dasselbe herum geschlossen hatte." Es wäre also neben der Klebwirkung auch an eine Lähmung durch Vergiftung zu denken. Diese Art der Nahrungsaufnahme gleicht in vielen Punkten derjenigen, die wir bei Formen mit fadenförmigen „Pseudopodien" kennen lernen werden.

Physikalischer Erklärungsversuch der Umfließung (Zirkumfluenz (Rhumbler), Arch. Entw.-Mech. Bd. 7, 1898).

Mit den Erklärungsversuchen der verschiedenartigen Bewegungserscheinungen an nackten Protoplasten werden wir uns im Abschnitt über Bewegung zu beschäftigen haben, hier mögen folgende Andeutungen genügen: Eine Flüssigkeitsmenge befinde sich in irgend einem Medium, mit dem sie sich nicht vermischt (fest, flüssig oder gasförmig), so wird sie sich rein physikalisch mit einer Oberfläche versehen, in der besondere Spannkräfte nachweisbar sind: Oberflächenspannung. Diese wirkt in tangentialer Richtung, und ihr ist es zuzuschreiben, daß etwa ein Plasmatropfen in der Ruhe eine, um so mehr der Kugelgestalt sich nähernde Form aufweist, je weniger andere Kräfte (Schwerkraft etc.) auf diese Form einwirken. Auch ein Öltropfen, den man in einem Gemisch von Wasser und Alkohol, gleichen spezifischen Gewichts als Öl zum Schweben bringt, ihn derart der Wirkung der Schwere entrückend, hat Kugelgestalt. Die Wirkung der Oberflächenspannung können wir bildlich gleichsetzen der Wirkung eines gespannten Gummihäutchens. Der Grad der Spannung hängt nun jeweils ab von einem bestimmten Verhältnis zwischen der in Frage stehenden Flüssigkeit selbst und den Körpern, mit denen sie in Berührung kommt. Dieses Verhältnis läßt sich mit dem einen Worte Benetzbarkeit recht wohl veranschaulichen, wenn es sich um Flüssigkeiten und feste Körper — Mischbarkeit, wenn es sich um zwei Flüssigkeiten handelt. Je benetzbarer der feste Körper durch die betreffende Flüssigkeit, je mischbarer die umgebende Flüssigkeit mit ihr, desto geringer wird die Oberflächenspannung sein. Ein Öltropfen ist in Wasser-Alkoholgemisch wie dargetan suspendiert. Die Oberflächenspannung ist hoch und verleiht dem Tropfen Kugelgestalt. Jetzt bringen wir durch ein dünnes Glasrohr Sodalösung gegen den Öltropfen, und zwar an eine einzige Stelle. Aus den stets vorhandenen freien Fettsäuren bilden sich an dieser Stelle kleine Mengen Seife, die in unserer Mischung viel geringere Oberflächenspannung haben als Öl[2]). Die Oberfläche des Öls gibt hier dem Innendruck der Kugel nach: ein „Lobopod" schießt aus der Kugel heraus. Derartige Schwankungen der Oberflächenspannung haben verschiedene Forscher zur Erklärung von Be-

[1]) Greenwood, M., Journ. Physiol. London, 1887, Vol. 8, p. 263.
[2]) Löslichkeit der Seife in Wasser.

wegungserscheinungen verwandt, die man bei Amöben (etc.) wahrnimmt (Berthold, G. Quincke).

Zur Erklärung der Nahrungsaufnahme („Zirkumfluenz") durch Amöben verwendet Rhumbler[1]) dieses Prinzip: Wenn die Amöbe von einem Fremdkörper berührt wird, der von dem Plasma derart benetzbar ist, daß ihm gegenüber die Oberflächenspannung der Amöbe geringer ist, als dem Wasser gegenüber, so muß an der berührten Stelle Plasma vorschießen, das sich dem Fremdkörper eng anschmiegt. Wie dieser Prozeß zum Umfließen des Fremdkörpers führt, leuchtet ein. Auf die Hypothese selbst kommen wir im Abschnitt über Bewegung zurück.

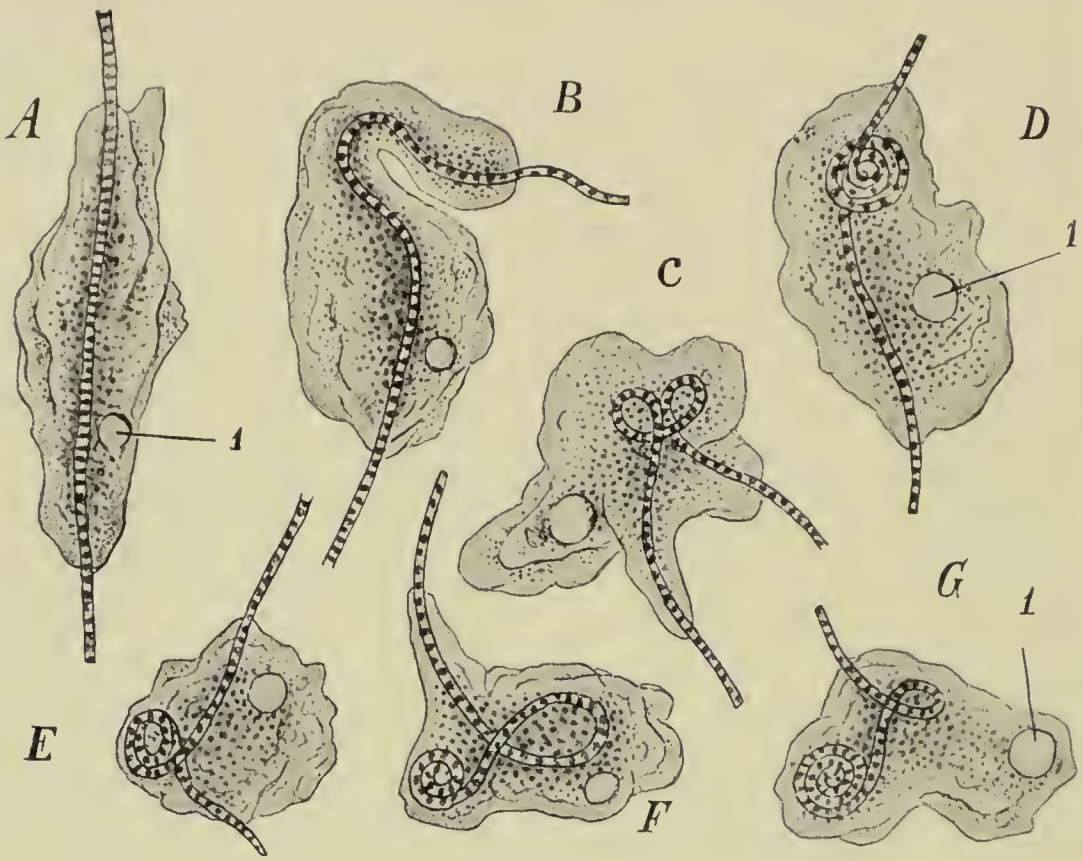


Fig. 2.

Amoeba verrucosa. Import eines Oscillariafadens. *A—C* Ein Exemplar in viertelstündigen Pausen gezeichnet. *D* Dasselbe Exemplar nach mehreren Stunden. *E—G* Ein anderes Exemplar in größeren Zeiträumen gezeichnet. *E* Einfuhr in kugeligem Zustande. *F* Vordringen des Lobopods auf dem Algenfaden. *G* Das Lobopod ist zurückgezogen worden. *1* Pulsierende Vakuole (n. Rhumbler aus Lang, unwesentlich verändert.)

Ebenso auf neuere Versuche „Zirkumvallation" (Jagd ohne vorherige Berührung) zu erklären[2]).

c) Nahrungsimport: Neben dem einfachen Umfließen der Nahrung beobachtet Rhumbler auch eine Art Einziehen von fadenförmigen Beuteobjekten, welche eben ihrer Gestalt wegen dem Umfließen unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg legen würden: Rhumbler füttert

[1]) Rhumbler, 1898, Arch. Entw.-Mech., Bd. 7, S. 104.

[2]) Ibid. Bd. 30, T. 1, 1910, p. 194. Hier noch ein anderes Beispiel für Beutefang durch Amöben, ähnlich den obigen: Amoeba proteus fängt flinke Cyclidium glaucoma (5—10 Stück und mehr). Die Amöbe liegt scheibenförmig da, kurze, meist kegelförmige Lobopodien strahlen von ihr aus. Zwischen die Lobopodien kriechen die Cyclidien hinein und bleiben da ruhig liegen. Nun schließt die Amöbe die Falle, welche die Lobopodien bildeten. Blochmann, Biol. Zentralbl. Bd. 14, 1894, S. 82 (87).

eine Amoeba verrucosa mit Oscillariafäden. Der Algenfaden ist hierbei wesentlich länger als die Amöbe in ihrer längsten Ausdehnung (Amöbe 90 μ, Oscillaria 540 μ lang). Die Amöbe ist nun imstande, den Faden, allerdings in stundenlanger Arbeit, in sich hineinzuziehen und innerhalb ihres Körpers zu einem Knäuel aufzurollen. Dies geschieht auf folgende Weise:

Die Amöbe umfließt — von der Seite kommend — den Algenfaden in der Mitte (Fig. 2 A). Dann sieht man an den beiden Stellen, wo die Beute frei aus dem Körper der Amöbe herausragt, je ein Lobopod, das sich an dem Faden entlang bewegt. Es folgt nun der eigentliche Import, der auf zweierlei Weise stattfinden kann: 1. der Faden wird hineingedrückt; eines der vorgestreckten Lobopodien krümmt sich wie ein Finger, bis es den Hauptkörper der Amöbe erreicht, mit dem es

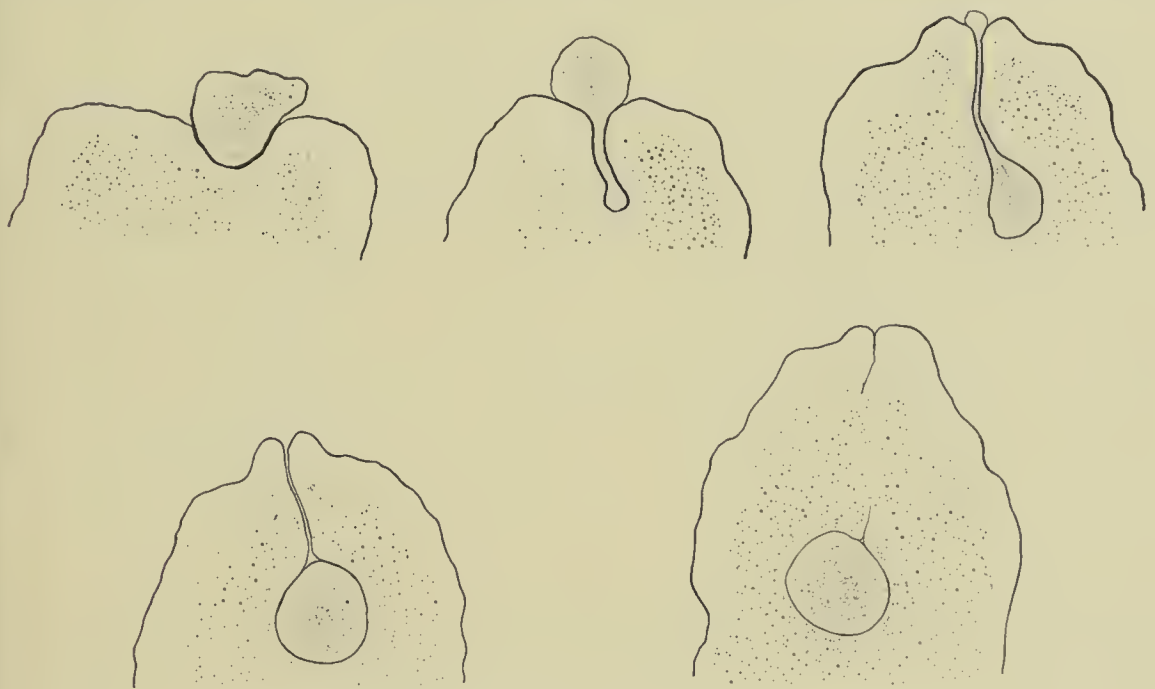


Fig. 3.

Nahrungsaufnahme durch Invagination bei Amoeba terricola (n. Grosse-Allermann).

verschmilzt (Fig. 2 B). Es ist verständlich, daß auf diese Weise die Beute in den Amöbenkörper hineingedrückt und in diesem geknickt wird. 2. Das Hineinziehen geschieht dadurch, daß die am Algenfaden vorgestreckten Pseudopodien sich auf sich selbst zurückziehen (Fig. 2 F, G) und dabei den Faden mit in den Amöbenkörper hineinziehen. Da der Faden derart von beiden Seiten in sich selbst zusammengeschoben wird, so bleibt ihm nichts übrig, als sich aufzuknäueln. Beide Bewegungsformen werden wiederholt, bis der Faden total im Innern der Amöbe zu einem unregelmäßigen Knäuel aufgerollt ist. Rhumbler beobachtet eine dritte Art des „Imports", bei welcher der Amöbenkörper keinerlei sichtbare Bewegungen ausführt: der Faden dringt dann, wie aufgesogen von beiden Seiten in die Amöbe ein (Fig. 2 E). Der Umstand, daß er eben von beiden Seiten her eingezogen wird, bedingt hier das Aufrollen. Es scheint, daß dieser Aufsaugeprozeß bei allen Formen des Imports und neben der Lobopodienbewegung eine Rolle spielt. Dieses Einsaugen wird von Rhumb-

ler wieder auf Oberflächenkräfte zurückgeführt, auch wird mit physikalisch-chemischen Mitteln ein analoger Vorgang hervorgerufen (Einziehen und Aufrollen eines Schellackfadens durch einen Chloroformtropfen unter Wasser). Eine Analyse dieser Erscheinung müssen wir uns hier versagen, und uns damit begnügen, daß ein Unterschied der Benetzbarkeit (Oberflächenspannung) gleichfalls solch ein Einsaugen bewirkt. Bedingung ist, daß der saugende Körper zu seiner Umgebung hohe, zur „Beute" geringe Oberflächenspannung hat (sich nicht mit dem umgebenden Wasser vermengt, die Beuteoberfläche selbst aber gut benetzt). —

d) Nahrungsaufnahme durch Invagination bei Amoeba terricola (Fig. 3). Bei Nahrungsaufnahme durch Invagination (Penard[1]), Grosse-Allermann[2])) handelt es sich um eine besondere Art des Nahrungsimports, welche durch den Besitz einer verhältnismäßig festen Hülle einer „Pellicula" bedingt wird. Diese Pellicula, eine Modifikation des Ektoplasmas der Amoebe, entsteht „aber auf keinen Fall allein durch und sofort bei der Berührung des Ektoplasmas mit dem Wasser, denn sie kann bei Verletzungen nicht ohne weiteres von der Amöbe neu abgeschieden werden" (Grosse-Allermann, S. 215). Der auf der Oberfläche, wahrscheinlich vermöge der klebrigen Absonderungen, haftende Nahrungskörper, wird durch eine Art Einstülpung der berührten Stelle in das Innere der Amöbe gebracht, wobei die eingestülpte Pellicula einen Kanal bildet, der den eingezogenen Körper noch eine Zeitlang mit der Außenwelt verbindet. Der Kanal schließt sich dann und das ihn bildende Pelliculastück wird aufgelöst; nun befindet sich der Nahrungskörper in einer typischen Vakuole. Nahrungsaufnahme durch Umfließung kommt auch bei A. terricola vor, allerdings auch durch das Vorhandensein der Pellicula modifiziert (z. B. die umfließenden Lobopodien treffen sich jenseits der Beute ohne miteinander zu verschmelzen; es bleibt auch hier ein Kanal bestehen).

e) „Anbohren" von Beuteobjekten (Fig. 4).

Eine eigenartige Lösung des Problems große Algenfäden zu bewältigen, und zwar auf ganz andere Weise, als wir es bei Amoeba verrucosa kennen lernten, beschreibt Cienkowski[3]): Die, den Amöben nicht unähnlichen Jugendformen von Colpodella pugnax, Vampyrella spirogyrae und Vampyrella pendula[4]) „bohren" die einzelnen Zellen von Algenfäden an und „saugen" den heraustretenden Zellinhalt, Primordialschlauch und Chromatophoren, auf. Für Colpodella dient hierbei

[1]) Penard, E., Faune Rhizop. du Bassin du Léman, Genève, Kündig 1902; Arch. Protistenkunde Bd. 6, 1905.

[2]) Grosse-Allermann, Wilhelm, Arch. Protistenkunde Bd. 17, 1909, S. 203. Rhumbler (Arch. Entw.-Mech. Bd. 30, T. 1, 1910, S. 194) versucht neuerdings auch diesen Invaginationsvorgang, so gut wie die drei anderen Formen der Nahrungsaufnahme durch Amöben, „auf Grund der Spannungsanomogeneitäten in kolloidalen Grenzflächen" (z. B. Pellicula) zu erklären. Sie werden herbeigeführt, sei es durch die Berührung der Beute, oder bei Jagd („Zirkumvallation"), durch chemische Fernwirkung. (Bedingt lokale Aufquellung mit nachfolgender Verflüssigung.) — Siehe den Abschnitt über Bewegung.

[3]) Cienkowski, L., 1865, Arch. mikr. Anat., Bd. 1, S. 203—232.

[4]) Diese Formen gehören zu einer Gruppe, die man früher zu den Monadinen rechnete. Es sind im Zustande des freien Lebens amöbenartige Tiere, die jedoch Pseudopodien aussenden, die eher an diejenigen der Sonnentiere erinnern, zu denen sie auch wohl gerechnet worden sind, während z. B. Zopf (Zur Morphologie und Biologie der niederen Pilztiere (Monadinen), Leipzig, Veit & Co. 1885 und in Schenk, Handbuch der Botanik Bd. 3 Hälfte 2, 1884) sie zu den „Pilztieren" = Myxomyzeten rechnet. Auch Zopf beobachtet die eigentümliche Nahrungsaufnahme von Vampyrella und bildet sie ab. Nach reichlicher Mahlzeit, pflegt Vampyrella sich (während der Verdauung) zu encystieren („Verdauungscysten").

Chlamydomonas, für Vampyrella spirogyrae aber Spirogyra zur Beute. Cienkowski erscheint es nicht unwahrscheinlich, daß dieses Anbohren (bei Abwesenheit jedes mechanisch verletzenden Apparats) auf chemischem Wege vor sich geht. Der Protist legt sich dem Algenfaden dicht an, und dürfte wohl zwischen diesem und dem eigenen Körper einen Tropfen Ferment ausscheiden, angetan, die Zellmembran zu lösen. Ist dies der Fall, so würden wir hier zum ersten Mal die Erscheinung vor uns haben, daß ein Organismus einen Verdauungssaft außerhalb des eigenen Körpers zur Anwendung bringt („Außenverdauung").

Derartiges Anbohren und Ausfressen von Beuteobjekten, die zu groß sind um als Ganzes aufgenommen zu werden, läßt sich auch noch bei anderen amöbenähnlichen Tieren beobachten. So dringt Amoeba blochmanni in den Körper des Flagellaten Haematococcus bütschlii ein, indem sie die Hülle der Beute auf irgend eine Art durchbricht. Plasma

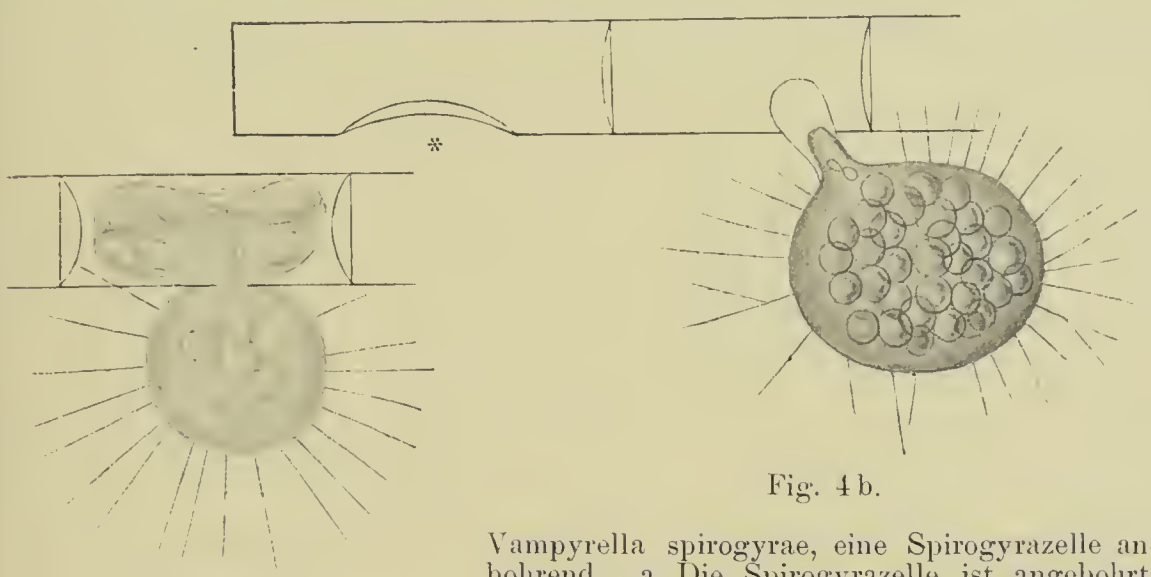


Fig. 4 a. Fig. 4 b.

Vampyrella spirogyrae, eine Spirogyrazelle anbohrend. a Die Spirogyrazelle ist angebohrt, und der Inhalt tritt in die Vampyrella über. b Die Spirogyrazelle ist vollständig ausgesaugt. Bei * eine angebohrte und bereits leergefressene Spirogyrazelle (n. Cienkowski aus Verworn).

und Chlorophyll werden dann in gewöhnlicher, amöboider Weise umflossen und aufgenommen [1]).

f) Verschmelzung mehrerer Individuen miteinander, um große Objekte aufzunehmen.

Eine weitere Methode große Beuteobjekte zu bewältigen besteht darin, daß mehrere Individuen miteinander verschmelzen. Die Vereinigung mehrerer Individuen zu einem einzigen, sei das vorübergehend oder nicht, ist eine, bei Protozoen und Protophyten nicht seltene Erscheinung. Man denke an die Bildung der Plasmodien von Schleimpilzen (Myxomyzeten) aus mehreren kleinen amöbenartigen Individuen. Nun ist bei Protozoen solche Verschmelzung öfters dann wahrgenommen worden, wenn es galt, Beute aufzunehmen, die größer war als die Einzelindividuen der in Betracht kommenden jagenden Art. Bei den amöbenartigen Schwärmern von Protomyxa aurantiaca beobachtet Haeckel [2]) solche Bildung von „Plasmodien" durch Verschmelzung zweier oder mehrerer Amöben. Ähnliches

[1]) Doflein, F., Allgemeine Naturgeschichte der Protozoen, Jena, G. Fischer 1909.
[2]) Haeckel, E. 1868, Monographie der Moneren, Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. 4.

kommt auch bei Vampyrella vor. Allein am besten bekannt sind diese Verhältnisse bei den Sonnentieren, mit denen wir uns zwar erst in einem besonderen Abschnitt beschäftigen, deren Verschmelzung zum Zwecke der Nahrungsbeschaffung aber recht eigentlich in den vorliegenden Zusammenhang gehört. Johnson[1]) hielt in Wassergläsern Actinosphärien, denen als einzige Nahrung Exemplare der Cladocerengattung Bosmina zur Verfügung standen. Die Actinosphärien waren jedoch durch fortgesetzte Teilung so klein geworden, daß sie einzeln die Bosminen nicht bewältigen konnten. Johnson beobachtet, wie mehrere unserer Heliozoen mit den Pseudopodien verschmelzen; den solcherart gebildeten „Freßgesellschaften" macht die Bewältigung der Bosminen keine Mühe. Vorab ist die Verschmelzung an den sich berührenden Pseudopodien erfolgt, so daß die Beute zwischen den einzelnen Protozoenleibern zu liegen kommt; nun aber verkürzen sich die Pseudopodien, die Einzelindividuen rücken einander näher und verschmelzen derart mit ihrem Gesamtplasma, daß die Beute in eine gemeinsame Vakuole eingeschlossen wird. (Fig. 5.) Ist die Verdauung beendet, so löst die Freßgesellschaft sich wieder zu Einzelindividuen auf.

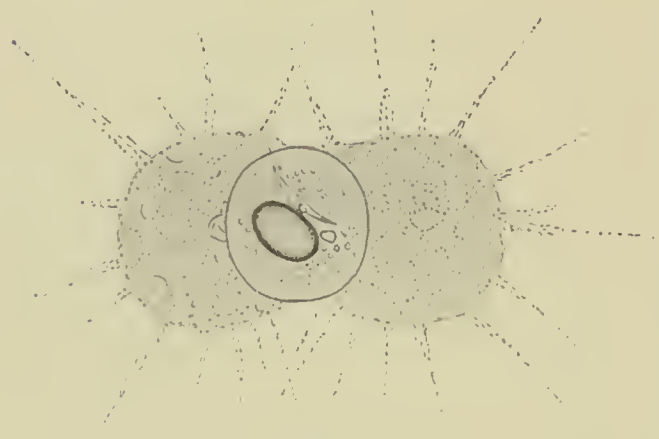


Fig. 5.

Actinophrys. 2 verschmolzene Individuen mit gemeinsamer Nahrungsvakuole (nach Meissner aus Biedermann).

g) Die Aufnahme von Bakterien durch Amöben.

Umgekehrt gibt es Fälle, in denen die, der Nahrungsaufnahme sich entgegenstellenden Schwierigkeiten durch die Kleinheit der Beuteobjekte verursacht werden. Es gibt eine ganze Anzahl von Amöben, die, was ihre Nahrung anbetrifft, durchaus auf Bakterien angewiesen sind, und diese in großen Mengen durch Umfließen aufnehmen. In einem besonderen Falle beobachtet Mouton, wie eine bestimmte Amöbe imstande ist, sich diese Arbeit des Einzelumfließens zu erleichtern[2]). Mouton züchtet eine in der Erde lebende Amöbenart zusammen mit Reinkulturen von Bacillus coli (der z. B. als Darmsaprophyt der Sänger sehr verbreitet ist). Beobachtet man solch eine Amöbe, umgeben von einer Anzahl Bazillen, so findet man diese in der Nähe der kontraktilen Vakuole, aber nur da, zu einem Haufen zusammengeballt. Der Autor meint, der Harn (das Sekret der kontraktilen Vakuole) habe die Eigenschaft, die Bakterien zu zwingen, sich in jener Weise zusammenzuballen, sie, wie man sagt, zu agglutinieren. Diese Agglutination ist eine verbreitete Erscheinung, speziell bei Bakterien. Setzt man zu einer Aufschwemmung (Suspension) z. B. von Typhusbazillen das Serum Typhuskranker hinzu, so nimmt man gleichfalls ein Zusammenballen der zuvörderst in der Flüssigkeit gleichmäßig verteilten Mikroorganismen wahr (Widalsche Reaktion). Für diese Reaktion ist von Bedeutung, daß sie, wie man sagt, „spezifisch"

---

[1]) Johnson H. P., The Blastogamy of Actinosphaerium, Journ. of Morpholog. Vol. 9 1894. (n. Lang.)

[2]) Mouton, Henri, Ann. Inst. Pasteur Ann. 16, 1902, p. 457.

ist, d. h. sich im wesentlichen auf den B. typhi beschränkt. Die gleiche Eigenschaft hat der Harn der uns beschäftigenden Amöbe gegenüber dem B. coli. — Die zusammengeballten (agglutinierten) Bazillen werden sodann von der Amöbe verschlungen. Der Nutzen der Einrichtung ist bei der Kleinheit der in Frage stehenden Bakterien, verglichen mit der Amöbe, recht wohl zu verstehen [1]).

2. Formen mit fadenförmigen Pseudopodien, welche Körnchenströmung zeigen.

Wir unterscheiden zwei Arten solcher Pseudopodien, 1. solche, die stark zum Verschmelzen neigen und zu Netzwerken zusammenfließen, daher keinesfalls steif sind. Wir finden sie bei den Foraminiferen (Thalamophoren) und bei den Radiolarien.

Dann mehr oder weniger starre Pseudopodien, deren Starrheit häufig durch eine ziemlich feste Achse bedingt ist, und die dann Axopodien heißen. Die Folge dieser Steifheit ist geringere Formveränderlichkeit. Die Axopodien strahlen nach allen Seiten hin gleichmäßig aus und neigen wenig zur Netzbildung. Wir finden sie bei den Heliozoen.

Die Formen, mit denen wir uns hier beschäftigen, ernähren sich, im Gegensatz zu den Sarcodinen mit lappenförmigen Bewegungsorganen, in erster Linie von freibeweglicher Beute. Ihre Pseudopodien sind ein Fangapparat eigener Art, dessen Wirkung wir im einzelnen kennen lernen wollen.

Man kann beobachten, wie kleine bewegliche Organismen, z. B. Infusorien gegen das Pseudopodiennetz etwa einer Gromia anschwimmen und plötzlich gelähmt an ihm hängen bleiben. Wir müssen annehmen, daß die Pseudopodien, wie ja auch das Plasma mancher Amöben (A. verrucosa) ein klebriges Sekret ausscheiden, das wohl auch eine lähmende Wirkuug auszuüben vermag [2]).

Weiteres Schicksal der Beuteobjekte, welche am Pseudopodiennetz der Foraminifera hängen geblieben sind. Die Pseudopodien der Foraminiferen zeigen eine Beweglichkeit, die man mit dem Fließen eines langsam dahingleitenden Stromes verglichen hat. Da diese Bewegung durch das Strömen der vom Plasma mitgerissenen körnchenartigen Einschlüsse erst eigentlich deutlich wird, so hat man die Erscheinung „Körnchenströmung" genannt. „Betrachtet man", sagt Verworn [3]) (S. 253) „Pseudopodienfäden, die schon ziemlich weit und längere Zeit ausgestreckt sind, so bemerkt man auf ihnen stets zweierlei Strömungen, eine zentrifugale und eine zentripetale, die erstere an dickeren Pseudopodien deutlich an der Peripherie, die letztere in der Achse des Pseudopodienstranges. Je nachdem die erstere oder die letztere überwiegt, streckt sich oder verkürzt sich allmählich das Pseudopodium. Sind beide gleich stark, so bleibt das Pseudopodium bei gleicher Länge ausgestreckt."

Diese Ströme treten nun in den Dienst des „Nahrungsimportes", wie wir bei diesen Tieren wohl sagen müssen. „Während eine Amöbe",

[1]) Stole (Über die intracelluläre Agglutination und verwandte Erscheinungen bei Pelomyxa und anderen amöbenartigen Organismen, Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss. math. nat. Cl. 1910 Nr. 9) findet gleichfalls die Bildung spezifischer Agglutinine (und sog. Lysine), die aber auf Bakterien wirken, die mit Pelomyxa in Symbiose leben.

[2]) Schulze, M., Über den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854.

[3]) Verworn, Max, Allgemeine Physiologie Aufl. 4, Jena, G. Fischer 1903.

sagt Jensen [1]), „mit ihrer ganzen Protoplasmamasse sich gegen den aufzunehmenden Körper hinbewegt und dann, in gleicher Richtung weiter kriechend, diesen mitschleppt, strömt bei einem Foraminifer nur das Protoplasma einiger Pseudopodien zuerst zentrifugal gegen den aufzunehmenden Körper hin und fließt hernach, nachdem es sich desselben bemächtigt, in umgekehrter Richtung wieder zu dem zentralen Plasmakörper zurück, und der letztere kann während dieses Vorganges unverrückt an seinem Platze verharren" (S. 387). Jensen bringt Stärkekörner auf das Pseudopodiennetz von Orbitolites complanatus [2]). Schon nach 2—10 Minuten beginnt ihr Transport nach dem eigentlichen Körper des Tieres, und zwar mit „einer kurzen ruckartigen Bewegung, die den Anschein erweckt, als ob der betreffende Abschnitt des Pseudopodiennetzes plötzlich stärker gespannt werde. Bald darauf werden dann einzelne Stärkekörner in der Richtung nach dem zentralen Plasmakörper langsam in Bewegung gesetzt", und nach wenigen Minuten wandert die ganze Stärke, welche mit den Plasmafäden in Berührung kam, auf diesen perlschnurartig hintereinander dem zentralen Plasmakörper zu, und zwar dadurch, daß „auf den beteiligten Pseudopodien das Protoplasma ausnahmslos zentripetal fließt". Inwieweit solche Granula nun in das Innere des Zentralkörpers gelangen können, das hängt von ihrer Größe ab, ob sie nämlich imstande sind, die feinen Poren, durch welche die Pseudopodien austreten, zu durchsetzen. Zur Verdauung ist aber ein Eintritt in den

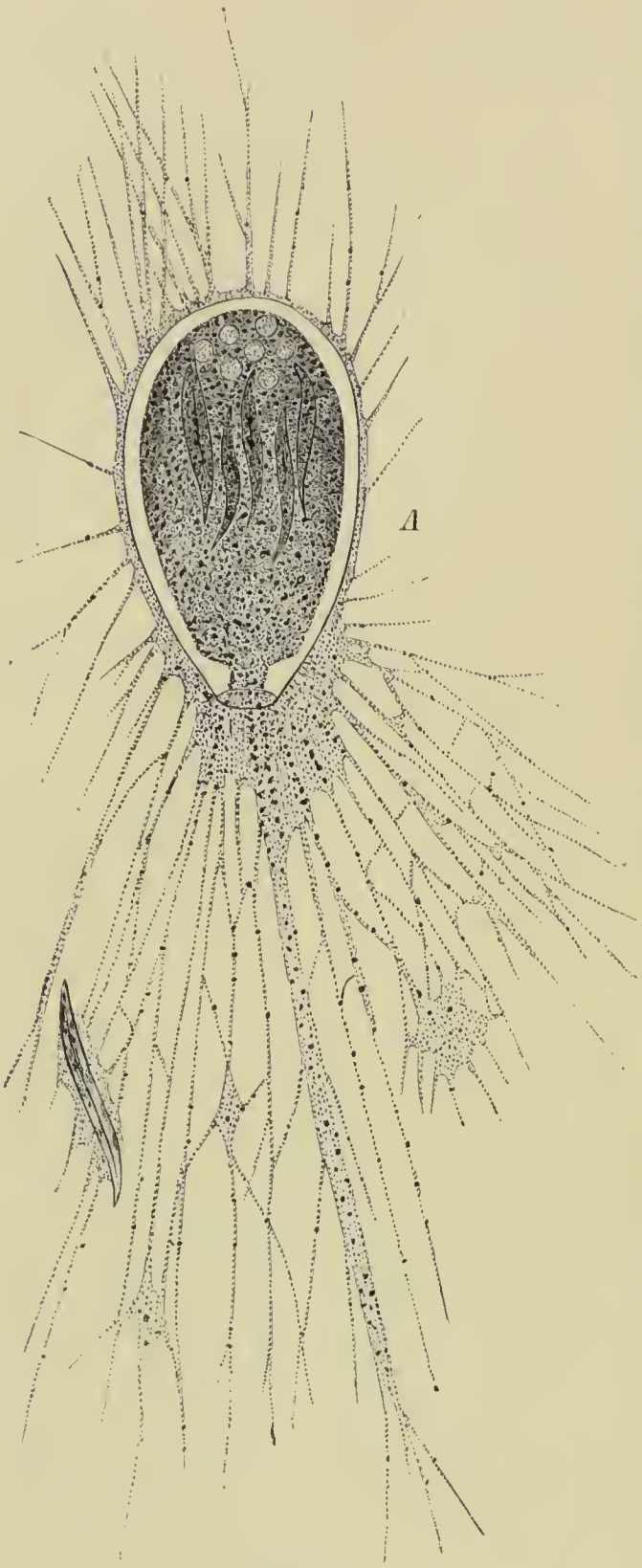


Fig. 6.

Gromia oviformis mit Beute (nach M. S. Schulze aus Lang).

[1]) Jensen, P., 1901, Untersuchungen über Protoplasmamechanik. Arch. ges. Physiol. Bd. 87, S. 361.

[2]) Siehe bei Jensen auch die Darstellung der Aufnahme bei anderen Foraminiferen.

eigentlichen Tierkörper nicht unbedingt notwendig, sie kann auch in den Pseudopodien stattfinden, wobei, wie Jensen sah, die Körner durch den „Körnchenstrom" herumgeführt werden können[1]). Ist ein Nahrungskörper sehr groß, so wird eben auf dem Wege zentrifugaler Strömung mehr Protoplasma hinzugebracht, benachbarte Pseudopodien beteiligen sich durch Bildung von Anastomosen an der Zufuhr, bis das Objekt von Plasma umschlossen ist (Lang, Vergl. Anat., Aufl. 2. Protozoa S. 131) [2]).

Der Nahrungsfang und die Nahrungsaufnahme bei den Radiolarien spielt sich ganz ähnlich ab, wie bei den Foraminiferen[3]). Die Beute schwimmt gegen die Pseudopodien an, und bleibt, eines klebrigen Sekrets dieser Organe wegen, an ihnen haften. Es erfolgt nun wieder zuerst ein kräftiger Zustrom von Plasma nach dem Orte, wo die Beute sich fing, um so stärker, je größer das Objekt ist, je mehr Plasmafäden es zugleich berührt. Dann wird die Beute durch Einziehen der Pseudopodien (= zentripetale Körnchenströme) in das eigentliche Tier (den „Mutterboden") transportiert. Über den Ort, wo die Nahrung hingebracht wird, genüge folgende Andeutung: Der Zellkörper der Radiolarien wird durch eine im Innern des Tieres gelegene Kapsel in zwei wohl unterschiedene, wenn auch miteinander verbundene Teile zerlegt: in einen „intrakapsulären" und einen, die Kapsel umhüllenden „extrakapsulären" Teil. Ersterer enthält den Kern. Der „extrakapsuläre" Teil läßt wiederum drei Schichten erkennen; von dem äußersten, dem Sarcodictyum oder dem extracalymmalen Plasmanetz strahlen die Pseudopodien aus, und hierhin bringen die Pseudopodien die Beute.

Die Heliozoen (Sonnentierchen).

Die Pseudopodien der Heliozoen zeigen nicht die gleiche Beweglichkeit, wie vor allem diejenigen der Foraminiferen sie besitzen. Bei den meisten Sonnentierchen findet sich in der Achse des Pseudopodiums ein fester, wenn auch elastischer Plasmafaden. Das Pseudopod erhält dann den Namen Axopod[4]). Anastomosen, deren Bedeutung für die Nahrungsaufnahme wir soeben kennen lernten, lassen sich bei Heliozoen selten beobachten. Körnchenströmungen sind hingegen auf den Axopodien nachzuweisen. Die Axopodien der Heliozoen dienen nun in erster Linie in gleicher Weise zum Nahrungsfang wie die Pseudopodien der anderen hier in Betracht kommenden Formen. Körper, die gegen sie anschwimmen, bleiben hängen. Diese Erscheinungen hat Verworn genau untersucht: „Ein Actinosphärium z. B., das in völliger Ruhe im Wasser schwebt, hat viele gerade, nach allen Richtungen hin ausgestreckte Pseudopodien, die von Sekret vollkommen frei sind. Letzteres geht daraus hervor, daß Wimperinfusorien, aus der Gruppe der Hypotrichen, die nur an ihrer Bauchseite Wimpern tragen, mit denen sie wie Asseln auf Gegenständen im Wasser

[1]) Verworn beobachtet beim Foraminifer Lieberkühnia die Verdauung eines Infusors, während es auf dem Pseudopod dem Zentralkörper zugeführt wird. Siehe weiter unten bei Verdauung und Fig. 10.

[2]) Nach Jensen (l. e. p. 391) bewirkt der Anstoß eines Infusors etwa nur eine „kontraktorische Erregung" der getroffenen Pseudopodien (Zentripetalbewegung des Plasma). Wie stets, so hat auch jetzt diese Erregung eine Verstärkung der zentrifugalen (Expansions-) Bewegung der anderen Pseudopodien zur Folge. „Diese expansorisch erregten Pseudopodien kommen den kontraktorisch erregten gewissermaßen zu Hilfe, so daß das gefangene Protist von dem mächtiger werdenden Plasmanetz immer mehr umschlungen, der verdauenden Wirkung desselben ausgesetzt und so . . . endlich überwältigt wird".

[3]) Haeckel, E., Die Radiolarien, Berlin 1862.

[4]) Unter den Radiolarien finden sich Axopodien nur bei den Acantharien, die freilich daneben auch gewöhnliche Pseudopodien besitzen.

umherlaufen, nicht selten ungestört auf den gerade ausgestreckten Pseudopodien entlang promenieren, ohne auf ihnen festzukleben. Prallt dagegen ein solches Infusor einmal in heftiger Schwimmbewegung gerade an ein Pseudopodium an, so genügt dieser mechanische Reiz, um an der Berührungsstelle die Sekretion eines klebrigen Stoffes hervorzurufen, der das Infusor als Beute festhält. Ebenso ruft ein einzelner starker Erschütterungsstoß die Schleimsekretion auf den Pseudopodien hervor. so daß kleine im Wasser suspendierte Partikel daran kleben bleiben" [1]). Allein hier bei den Sonnentierchen scheinen die Pseudopodien doch keineswegs eine ausschließliche Rolle bei der Beutegewinnung zu spielen. Nach Greenwood [2]) kann die Beute mit oder ohne Hilfe der Pseudopodien in eine Vertiefung gezogen werden, die sich überall an der Oberfläche des Tieres, um Nahrung in Empfang zu nehmen, bilden kann. Ja. es soll die Rolle, welche die Axopodien von Actinosphärium beim Fang der Nahrung spielen, nur unbedeutend sein. Berührt ein Infusor oder eine Euglena (Flagellat) die Körperoberfläche des Sonnentierchens, so vermag diese in irgendwelcher Form Protoplasma um die Beute fließen zu lassen, sie derart festhaltend. — Das Protoplasma der Heliozoen besteht aus einer inneren, granulären „Markschicht" und einer sie umgebenden Rindenschicht, die durch zahlreiche Vakuolen ein schaumiges Aussehen hat. Bei Actinosphärium ist auch die Markschicht vacuolisiert. In der Rindenschicht wird die Nahrung also nicht nur gefangen sondern in der Regel auch verdaut. (Ausnahme Actinosphärium siehe „Ort der Verdauung").

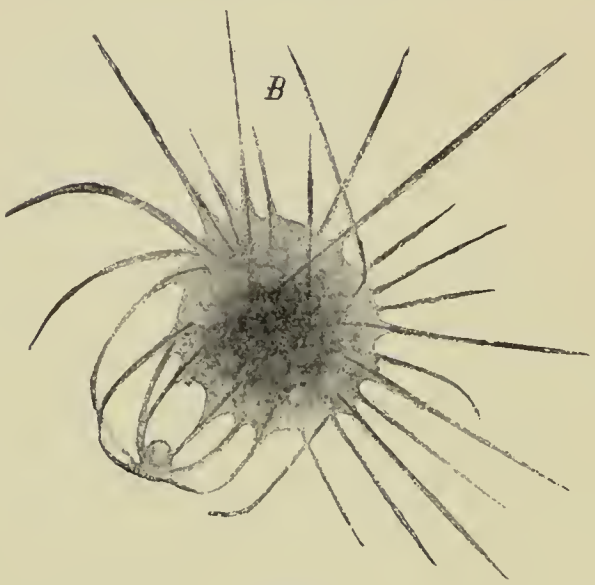


Fig. 7.

Camptonema nutans mit von den Axopodien ergriffener einzelliger Alge (n. Schaudinn aus Lang).

Eine ganz andersartige Verwendung der Axopodien lehrt Schaudinn [3]) bei der von ihm entdeckten Sarcodine Camptonema nutans kennen. Diese Form besitzt Axopodien, die neben den gewöhnlichen Strömungen noch einige andere Bewegungserscheinungen zeigen. Die für uns wichtige ist, bei Berührung umzuknicken, und dadurch gleich Fangarmen zu dienen. Gerät ein Beuteobjekt in die Fangarme hinein, so knicken alle Fangarme nach innen um, und überliefern die Beute dem Zentralkörper. Klebrigkeit der Pseudopodien scheint ihre Wirkung zu unterstützen (Fig. 7).

Nahrungswahlvermögen der Sarcodinen.

Bei den niederen Sarcodinen dürfte von einem Nahrungswahlvermögen ebensowenig die Rede sein als etwa bei Myxomycetenplasmodien. Letztere pflegen die verschiedenartigsten organischen, wie an-

[1]) Verworn, Allgemeine Physiologie p. 406. — Psyeho-physiologisehe Protistenstudien. Jena 1889.

[2]) Greenwood, M., Journ. of Physiology London Vol. 8 1887. p. 263.

[3]) Sehaudinn, F., Camptonema nutans nov. gen. nov. spec. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1894. C. gehört in die Nähe der Heliozoen.

organischen Partikel wahllos aufzunehmen, ja es scheint, als sei die Aufnahme hier rein mechanisch bedingt und nicht auf ein aktives Umfließen zurückzuführen [1]). Auch bei den Amöben soll die Nahrungsaufnahme, wie wir nach Rhumbler hörten, als rein physikalisch-chemischer Prozeß möglich sein, womit ihre Unabhängigkeit von irgendwelchem eigentlichen Wahlvermögen ausgedrückt ist. Und in der Tat scheint auch den echten Amöben nicht nur jegliches Wahlvermögen zu fehlen, sondern es läßt sich auch weder „Hunger" noch „Sättigung" bei ihnen nachweisen: Eine Amöbe nimmt Karminkörnchen in derartigen Massen auf, daß für wirkliche Nahrung gar kein Raum bleibt; und andererseits wird eben die aufzunehmende Menge lediglich durch den zur Verfügung stehenden Raum bestimmt [2]).

Auch bei höheren Sarcodinen findet sich gelegentlich solch eine Aufnahme nutzloser Partikel. So sagt Haeckel von den Radiolarien [3]): „Die Aufnahme der fremden Körper scheint ohne Auswahl vor sich zu gehen, man findet in dem Mutterboden die verschiedensten kleinen Körperchen und Teilchen angehäuft, welche überhaupt an der Oberfläche der See vorkommen. Lediglich der Reiz der mechanischen Berührung scheint die Fäden zu bestimmen, die fremden Körper zu umfließen und einzuführen".

Andererseits kennen wir eine Reihe von Fällen, in denen ein mehr oder weniger spezifisches Wahlvermögen sich nachweisen läßt. Wir haben einmal Fälle, wo das Wahlvermögen sich darauf beschränkt, daß der Jäger auf bestimmte Eigenschaften der Beute reagiert. Ein gutes Beispiel sind die Heliozoen, die nur solche Beute fangen, die heftig gegen die Axopodien etwa eines Actinosphaerium eichhornii anschwimmen. Auf diese Weise werden vorwiegend kleine lebhaft sich bewegende Lebewesen dem Tiere einverleibt werden; und es ist ganz richtig, wenn Greenwood (l. c. Journ. Physiol. London. Vol 8. p. 263) sagt, daß dieses Sonnentierchen im Gegensatz zu den Amöben nur selten Unverdauliches aufnimmt. Allein, wenn Verworn solch unverdauliche Partikel (Fasern von Fließpapier, Härchen) durch sanftes Blasen oder durch Stoß mit einer Nadel in entsprechender Weise mit den Axopodien des Actinosphärium in Berührung brachte, wurden auch sie gefangen und der Rindenschicht des Plasmas zugeführt [4]).

Ganz analog wird wohl auch bei den Amöben „Wahlvermögen", wenn eben auch nur physikalisch-chemischer Natur sich nachweisen lassen; jedenfalls den Stoffen gegenüber, die zur normalen Umgebung der Tiere gehören, „sonst hätte sie der Kampf ums Dasein schon längst aus dem Bilde des Bodenlebens unserer Gewässer wegwischen müssen" (Rhumbler S. 237). „Es muß erst eine ganze Reihe chemischer und physikalischer Bedingungen erfüllt sein, damit die Amöbenoberfläche für den betreffenden Fremdkörper importfähig wird" (S. 238). Wenn es also auch wahr ist, daß eine Amöbe die verschiedenartigsten Substanzen (z. B. gelegentlich Steinchen), aufnimmt, die keinerlei Nutzen für sie haben, so dürfen wir doch nicht erwarten, daß sie, gleich etwa einer Baggermaschine, alles aufnimmt, was in ihren Bereich kommt. Ja, es ist nicht selten schwer, überhaupt die Nahrungsaufnahme dieser Tiere zu beobachten. Nach

[1]) Pfeffer, 1890. Abh. K. sächs. Ges. Wiss. Bd. 16. Nr. 2. S. 149.
[2]) Rhumbler, Arch. Entw.-Mech. Bd. 7. 1898, S. 104. Greenwood, Journ. of Physiol. London Vol. 8. 1887. p. 263.
[3]) Haeckel, E., Die Radiolarien. Berlin 1862.
[4]) Verworn, Psycho-physiologische Protistenstudien, Jena 1889.

Rhumbler würde dies dem Umstande zuzuschreiben sein, daß unsere Sarcodinen durch das, zum Mikroskopieren notwendige Licht an der Abhaltung einer Mahlzeit verhindert werden. — Sehr viel spezifischer aber ist das Wahlvermögen bei solchen Formen, die an eine bestimmte Art der Nahrung angepaßt sind, und zwar gibt es solche Fälle schon bei Tieren, die mit den Amöben zu vergleichen, wir gezwungen sind. Man denke an die Vampyrellen und Verwandten, die bestimmte Algenarten angreifen, z. B. V. spirogyrae eben Spirogyrafäden. Sind diese Formen nun vielleicht auch eher in die Nähe der Heliozoen zu stellen, so finden wir doch ganz Ähnliches bei Amoeba blochmanni, die sich in dargetaner Weise von einem Flagellaten ernährt, Haematococcus bütschlii [1]).

Es fehlt vor allem nicht an Beispielen für ein, auf den chemischen Eigenschaften der Nahrungsmittel beruhendes Wahlvermögen. Jensen [2]) findet bei Foraminiferen, daß Stärke und Nuklein und andere zur Nahrung dienende Stoffe, auch wenn sie ganz unbewegt daliegen „die Fähigkeit besitzen, die Pseudopodien kurze Zeit nach der Berührung zur Einziehung zu veranlassen, wobei diese Körper dauernd festgehalten und so an den zentralen Plasmakörper herangeschleppt werden; die anderen Körper, wie Glas- und Quarzkörnchen, verursachen niemals von selbst eine Einziehung der Pseudopodien“ zum Zwecke der Nahrungsaufnahme (S. 409).

Ein noch eigenartigeres Unterscheidungsvermögen lehrt Jensen (l. c.) bei seinen Foraminiferen (Orbitolites) kennen. Diese Tiere verschmähen kernlose Teile (abgeschnittene Pseudopodien) anderer Orbitolitesindividuen oder überhaupt anderer Rhizopodenarten, solange sie noch nicht weitgehend degeneriert sind; ja bei Berührung mit solchen Teilen ziehen sich die Pseudopodien des beobachteten Foraminifers zurück. Die gleichen abgeschnittenen Pseudopodien werden als willkommene Beute aufgenommen, wenn sie nur hinlänglich degeneriert sind. Interessant ist, daß eigene, abgeschnittene Pseudopodien, die noch nicht weitgehend degeneriert sind, nicht in der dargetanen Weise behandelt werden, wie fremde, sondern daß sie sich unmittelbar mit dem Stammorganismus wieder vereinigen (Verworn). Mit Nahrungsaufnahme hat dieser letzterwähnte Vorgang nichts zu tun, als Nahrung kommt eigenes Plasma gleichfalls erst nach Degeneration in Betracht [3]).

Das Auffinden der Nahrung braucht nicht in allen Fällen dem Zufalle überlassen zu sein. So fand Stahl [4]), daß die Myxomycetenart Aethelium septicum, die an Gerberlohe lebt, durch Lohestücke oder Papierkugeln, die mit Loheaufguß getränkt worden waren, aus einiger Entfernung herbeigelockt werden können. Ob bei (eigentlichen) Sarcodinen Ähnliches vorkommt, scheint unbekannt zu sein, bei den „Wanderzellen“ höherer Organismen hingegen, kennt man solche sogenannte „Chemotaxis“ recht wohl. Alle diese Dinge sollen im Abschnitte über Reizbarkeit, Nervensystem etc. behandelt werden.

---

[1]) Doflein, F., Allgemeine Naturgeschichte der Protozoen. Jena, G. Fischer 1909.

[2]) Jensen, P., Arch. ges. Physiol. Bd. 87, 1901, S. 361. Objekte: die Foraminiferengattungen: Orbitolites, Rhizoplasma, Amphistegina und Gromia.

[3]) Auf die charakteristischen Unterschiede zwischen Nahrungsaufnahme und dieser Wiedervereinigung können wir hier nicht eingehen.

[4]) Stahl, E. 1884, Botan. Ztg. Bd. 40, S. 146.

C. Die Verdauung bei den Sarcodinen.

1. Der Begriff „Vakuole“ und die Bildung von Vakuolen.

Unter den Tiergruppen, die uns hier beschäftigen, sind es die Amöben, Foraminiferen und Heliozoen, bei denen echte Vakuolen beobachtet werden. Die Radiolarien lassen solche vermissen. Sollen wir von einer Vakuole reden, so müssen die Nahrungsteilchen nicht unmittelbar in der Substanz des Plasma eingebettet, sondern mit einem Flüssigkeitsmantel umgeben sein, so daß sie also in einem Tropfen schwimmen, der seinerseits im Plasma eingeschlossen ist.

Die Natur dieser Flüssigkeit ist nicht immer die gleiche: einmal kann es sich um ein Abscheidungsprodukt des umgebenden Protoplasmas handeln. Als solches wird sie uns sogleich im Zusammenhang mit der eigentlichen Verdauung beschäftigen. Ferner aber kann es sich um Wasser handeln, das bei der Nahrungsaufnahme mit eingeschlossen worden ist. Nach Greenwood wird bei der Aufnahme ruhender Körper weniger Flüssigkeit mit eingeschlossen als bei der Aufnahme einer Beute, die sich lebhaft bewegt. Die Bildung der Vakuolenwand beobachtet Rhumbler[1]) (S. 207) bei Amoeba verrucosa. Beim Umfließen eines Fremdkörpers wird, wie zu erwarten, dieser zunächst von einem Mantel Ektoplasma, das stets an seinem starken Lichtbrechungsvermögen kenntlich ist, umgeben. Dieser Ektoplasmamantel bleibt als eine Art Vakuolenhaut (siehe Wimperinfusorien) im Inneren der Amöbe um den Nahrungsballen erhalten, löst sich aber schließlich im Endoplasma auf (Fig. 8).

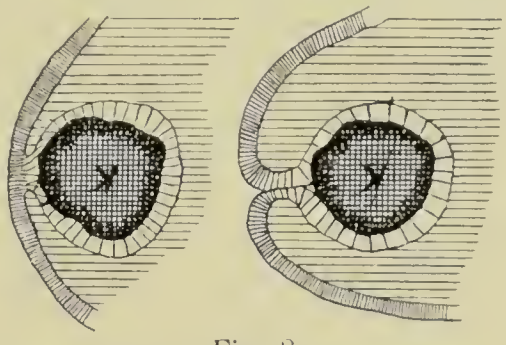


Fig. 8.
Schema der Vakuolenwandbildung bei einer Amoebe (n. Rhumbler).

2. Der verdauende Vakuolensaft.

Wir deuteten an, daß um die aufgenommene Nahrung ein Saft vom Protoplasma abgeschieden wird, dem die Eigenschaft zukommt, die Nahrung aufzulösen: das Fermentgemisch, das wir Verdauungssaft zu nennen pflegen. Untersucht wird seine Wirkung auf zweierlei Weise: einmal verfüttert man an Protozoen bestimmte Substanzen und beobachtet ihr Schicksal in den Verdauungsvakuolen. Dann extrahiert man eine größere Menge von Individuen einer Protozoenart und beobachtet die Wirkung der Extrakte auf die in Betracht kommenden Substanzen im Reagenzglase. — Einige Erscheinungen an den amöbenartigen Stadien der Schleimpilze (Myxomyceten) müssen hier vergleichsweise ebenfalls zur Darstellung kommen.

a) Eiweißverdauung der Sarcodinen.

Daß Eiweiß das wichtigste (unersetzliche) Nahrungsmittel ist, wissen wir aus der Einleitung. Eine Bestätigung dieser Auffassung finden wir in dem Umstande, daß Eiweiß die einzige Nährsubstanz ist, für die Amöben ein deutlich ausgesprochenes Verdauungsvermögen besitzen.

Die Reaktion in der Vakuole.

Wir wissen aus der Einleitung, welche Bedeutung für das Verständnis der Eiweißverdauung die Kenntnis der Reaktion des in Frage stehenden

[1]) Rhumbler, L., Arch. Entw.-Mech., Bd. 7, 1898. S. 103.

Saftes besitzt; wir werden uns also zuvörderst die Frage nach der Reaktion im Vakuoleninnern vorzulegen haben. Die Reaktion des Vakuolensaftes ist nun in den meisten Fällen mehr oder weniger ausgesprochen sauer. — Für Myxomyceten gilt das nicht in vollem Umfang. Pfeffer[1]) untersucht die Reaktion des Vakuoleninhaltes bei Myxomycetenplasmodien und findet bei Chondroderma mit Kongorot und Lackmuskörnchen alkalisch bis schwach saure Reaktion. Ähnliches findet Čelakowsky[2]) bei verschiedenen Myxomycetenarten: ist saure Reaktion vorhanden, so ist sie sehr schwach; meist aber ist sie neutral oder alkalisch.

Nach Greenwood und Saunders[3]) ist die um einen festen Körper sezernierte Flüssigkeit vorab sauer (Lackmus, Alizarinsulfat). Kongorot hingegen zeigt niemals reine Blaufärbung, sondern höchstens dunkelviolette Tönung, so daß also bedeutendere Mengen freier Säure nicht vorhanden sein dürften. Wenn aber die Verdauung einmal im Gange ist, dann schwindet die saure Reaktion und macht schließlich alkalischer Reaktion Platz, ohne daß hierdurch die Verdauung irgendwie gehemmt würde.

„Es kann", sagt Biedermann (Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 2. Hälfte 1) „kaum zweifelhaft sein, daß die häufige, wenn auch nicht immer vorhandene schwach saure Reaktion der Vakuolenflüssigkeit keine notwendige Vorbedingung für die Verdauung fester Eiweißpartikel (durch Myxomycetenplasmodien) darstellt" (S. 344)[4]).

Bei echten Amöben hingegen wurde von verschiedenen Forschern ausgesprochen saure Reaktion der Vakuolenflüssigkeit nachgewiesen. So von Le Dantec[5]) mit Alizarinsulfat.

Kleine violette (alkalische) Alizarinpartikel werden von bestimmten Amöben aufgenommen, und kommen in einer Vakuole zu liegen. Die anfänglich noch violette Farbe schlägt allmählich in Rosa um, zum Zeichen, daß nunmehr saure Reaktion eingetreten ist. Ähnliches findet A. Štolc (Z. wiss. Zool. Bd. 68, 1900, S. 265) bei Pelomyxa mit Lackmus und Kongorot. Mouton[6]) färbt die von seinen Erdamöben (siehe oben Nahrungsaufnahme — Bakterien) gefressenen, Bakterien mit Neutralrot und weist nach, daß die gefressenen, in den Vakuolen liegenden (abgestorbenen) Exemplare des Bac. coli ausgesprochener rot sind, als diejenigen, die sich außerhalb der Amöbe befinden. Es herrscht also in der Vakuole saure Reaktion. Auch bei Foraminiferen scheint die Reaktion der Vakuolenflüssigkeit sauer zu sein: Schaudinn beobachtete die Lösung von Skelettteilen der Beute, die aus Magnesiumkarbonat bestanden, durch Trichosphaerium siboldii. Die Nahrungsvakuolen von Arcella enthalten nach Khainsky[7]) keine freie Säure.

Die Protease.

Wir hörten, daß in die Vakuole, welche ein Beuteobjekt umgibt, ein Saft ausgeschieden wird, der die Eigenschaft besitzt, die Nahrung auf-

---

[1]) Pfeffer, 1890, Ber. säehs. Ges. Wiss. Bd. 16, S. 209 (n. Biedermann).
[2]) Čelakowsky, L. jun., Flora, 1892, Erg.-Bd. S. 242.
[3]) Greenwood und Saunders Journ. Physiol. London, Vol. 16, 1894, p. 441.
[4]) Es gelang Pfeffer und später Čelakowsky, den Vakuoleninhalt künstlich anzusäuren, wobei die Gesehwindigkeit der Eiweißverdauung sieh verminderte.
[5]) Le Dantec, Ann. Inst. Pasteur T. 4, 1890, p. 775, T. 5, 1891, p. 163.
[6]) Mouton, Henri, Ann. Inst. Pasteur T. 16, 1902, p. 457 (C. R. Soe. Biol. 1901, T. 53, p. 801).
[7]) Khainsky, A. Areh. Protistenk., Bd. 21, 1911, S. 165.

zulösen. Ehe wir die Wirkung dieses Saftes in der Vakuole kennen lernen, müssen wir uns ein Bild von seiner Wirkung im Reagenzglase zu machen versuchen: Die Kenntnis dieser Wirkung verdanken wir Mouton[1]). Er kultiviert seine Erdamöben zusammen mit Bac. coli, von dem bekannt ist, daß er Gelatine nicht zu verflüssigen vermag und wohl kaum eiweißlösende Fermente abscheidet. Durch Abspülung der Bouillon-Gelatinekulturen mit Wasser erhält er eine Aufschwemmung, aus der er durch wiederholtes Zentrifugieren ein ziemlich bakterienfreies Amöbensediment erhält, dessen Glyzerinextrakt er dann untersucht (Reinigung durch Umfällung mit Alkohol, Wiederlösung etc.). —

Er erhält einen Saft, der insbesondere eiweißartige Körper zu lösen vermag: Gelatine 20 % mit wässeriger Fermentlösung auf 10 % verdünnt, wird mehrere Stunden bei 37° C gehalten und vermag dann nicht mehr fest zu werden. Stellt man die gleiche Mischung her, zerstört aber vorher das Ferment durch Erhitzen auf mindestens 60 °, so tritt ohne weiteres normale Gelatinierung ein. Fibrin, das vorher, um Autolyse zu verhindern, längere Zeit auf 58° C erhitzt wurde, wird nur dann gelöst, wenn der Saft nicht mit destilliertem Wasser, sondern mit einer Kochsalzlösung von 0,7 % hergestellt wurde. Koaguliertes Eiereiweiß wird nur sehr wenig angegriffen.

Bakterien (B. coli), welche vorher mit Chloroformwasser getötet wurden, werden gelöst (Selbstauflösung kommt nicht in Frage, da eine solche sich bei B. coli nicht beobachten läßt). Lebende Bakterien widerstehen der Einwirkung des Ferments.

Natur des Ferments. Reaktionsoptimum. Das Ferment der Amöbe scheint sowohl gegen Säure, als gegen Alkali äußerst empfindlich zu sein. Das Optimum liegt zwischen Neutralität für Phenolphtalein und Neutralität für Lackmus; und die Grenze nach der Alkalinität ist so gesteckt, daß, während das Verdauungsgemisch auf Lackmus schon alkalisch reagiert, Phenolphtalein noch saure Reaktion anzeigen muß. War die Alkalinität stärker als zur Herbeiführung des Farbumschlages bei Phenolphtalein nötig ist, so trat keinerlei Verdauung ein. Andererseits durfte die Reaktion auf Lackmus noch schwach sauer sein, jedoch nicht soweit, daß auch Methylorange saure Reaktion anzeigte[2]). Alle diese Bestimmungen gelten in gleicher Weise, wenn man die Wirkung des Saftes auf Gelatine, Fibrin oder tote Bakterien untersucht.

Danach läßt sich über die Natur des Ferments sagen, daß es zwar viel empfindlicher gegen Alkali ist als Trypsin, andererseits — und das dürfte viel wichtiger sein — keiner Säure bedarf, um seine Wirkung entfalten zu können, ja auch gegen Säuren sehr empfindlich ist (vgl. das über Myxomyceten oben Gesagte). Es handelt sich also sicherlich um ein tryptisches Ferment.

Daß wir es in der Tat mit einem Eiweißferment zu tun haben, das am ehesten mit dem Trypsin der höheren Tiere verglichen werden kann, ergibt sich auch aus der Art, wie es etwa Fibrin auflöst: Das Fibrin zerfällt (ohne Quellung) zu kleinen Stückchen, die dann später fast rück-

[1]) Mouton, H., Ann. Inst. Pasteur T. 16, 1902, p. 457.

[2]) Dem Leser, dem diese Indikatoren in ihrem relativen Verhalten nicht bekannt sind, muß dasjenige genügen, was aus Moutons Anordnung hervorgeht: Lackmus, als schon bei geringer Alkalinität oder gering ausgesprochenem Säuregrad (saures Salz z. B.) reagierender Farbstoff. Phenolphtalein lediglich zum Alkalinachweis, diesen aber erst bei höherer Alkalinität gebend als Lackmus. Methylorange zum Nachweis saurer Reaktion, gleichfalls anspruchsvoller als Lackmus. Es ist derart genaue Festlegung der in Betracht kommenden Grenzen möglich.

standslos aufgelöst werden. An Produkten konnte Mouton Tyrosin und Tryptophan nachweisen und Štolc[1]) fand, daß in den Nahrungsvakuolen von Amoeba proteus Leucinkrystalle auftreten (durch mehrere Proben identifiziert, dem Säugetierleucin vielleicht isomer.)

Beobachtungen an einzelnen Sarcodinen (und Myxomyceten) über die Vorgänge der Eiweißverdauung in ihren Vakuolen.

Bei den Plasmodien der Myxomyceten hat Čelakowsky[2]) wohl am eingehendsten die Veränderungen beobachtet, welche Granula von geronnenem Eiereiweiß erleiden, die solchen Lebewesen verfüttert worden waren. 5—6 Stunden nach der Fütterung treten um die Eiweißkörnchen kleine Vakuolen auf, die an Zahl innerhalb der ersten 12—18 Stunden bedeutend zunehmen. In ihnen sieht man, wie die Eiweißkörnchen zuerst ihre scharfen Ecken und Kanten verlieren, um dann endlich ganz zu verschwinden. Es sei noch einmal daran erinnert, daß es sich auch hier keineswegs um peptische Verdauung (wie sie Krukenberg glaubte nachgewiesen zu haben) handelt, daß nach Greenwood und Saunders[3]) sogar im Laufe der Verdauung die anfängliche saure, einer alkalischen Reaktion Platz macht.

Auch bei den eigentlichen Amöben läßt sich die Verdauung normaler Nahrung leicht beobachten.

Nach Greenwood[4]) würden wir bei diesem Verdauungsprozeß verschiedene Stadien zu unterscheiden haben: Aufnahme, dann Ruhe. Die Beute wird bewegungslos. Beginnender Zerfall. Die Vakuole wird kleiner und kleiner (Absorption). Zuletzt bleiben als Rückstände der Verdauung einige stark lichtbrechende größere Körner übrig, die als Kot nach außen entleert werden. Da die Beute schon nach ganz kurzer Zeit bewegungslos ist (z. B. Monaden = niedere Flagellaten, in einer Amoeba proteus schon in 5 Minuten, durchschnittlich in 7 Minuten), so vertritt Greenwood die Meinung, daß der Sekretion des eigentlich verdauenden Saftes, diejenige einer tötenden Substanz vorhergehen muß. Hierfür sprächen ja auch Moutons[5]) Erfahrungen: der (extrahierte) Saft seiner Amoeben beeinträchtigt die lebenden Bakterien an sich gar nicht, also muß neben seiner Wirkung auch ein Agens angenommen werden, berufen die Bakterien zu töten.

Die Verdauung selbst geht relativ schnell vor sich, Amoeba proteus, die 3 Monaden um 1 h 45′ aufgenommen hatte, verwandelt diese schon bis 2 h 5′ in eine körnige Masse. Nach Aufnahme kleiner Infusorien tritt der „Verlust der Vakuole“ (Beendigung der Resorption) schon nach 2—4 Stunden, bei größeren Infusorien und Rädertierchen nach 2—6 Stunden ein.

Eingehend beschreibt auch Rhumbler[6]) den Zerfall durch „Import“ aufgerollter Oscillarienfäden in Amoeba verrucosa: „Das hell-

[1]) Štolc, A., Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 1, 1902, S. 209.

[2]) Čelakowsky, L. jun., Flora 1892, Erg.-Bd., S. 242. (Biedermann, Handb. der vergl. Physiol. bestätigt durch eigene Beobachtungen Čelakowskys Befunde.)

[3]) Greenwood und Saunders, Journ. Physiol. London, Vol. 16, 1894, p. 441.

[4]) Greenwood, Journ. Physiol. London, Vol. 7, 1886, p. 253 und Vol. 8, 1887, p. 263.

[5]) Mouton, Ann. Inst. Pasteur Ann. 16, 1902, p. 457.

[6]) Rhumbler, Arch. Entw.-Mech. Bd. 7, 1898, S. 103. (S. 240,)

bläuliche Grün des freien Fadenendes (das also noch nicht verdaut ist) geht allmählich innerhalb der Amöbe in Dunkelgrün über.... Das Dunkelgrün wandelt sich dann in Hellgelb um, das Hellgelb in Gelbrot, das Gelbrot in Braun, das Braun schließlich in Braunrot" (Chlorophyllverdauung). Einmal gelbrot, braun und braunrot, beginnt die ganze Alge sich zu verändern, „sie zerbricht in unregelmäßig zusammengebackene Stücke, die schließlich früher oder später in braunrote Krümel zerfallen." Diese werden dann später als Fäkalien ausgestoßen. Bei sehr langen Oscillarienfäden nimmt der ganze Prozeß 3—5 Tage in Anspruch. Gekochtes Eiweiß (Dotterkörner von Hühnereigelb) scheinen Amöben, nach Meißner[1]), nicht verdauen zu können. Štolc[2]) hingegen beobachtet Lösung, durch Hitze koagulierten Eieralbumins in Pelomyxa palustris. (Ähnlich krystallisiertes Globulin, Gelatine.) Die gut sichtbare Auflösung nimmt oft lange Zeit (viele Tage) in Anspruch.

Was nun die übrigen Formen der Sarcodinen betrifft, so ist von ihrer Verdauung nur wenig bekannt, einige Besonderheiten genügen hier wohl: kleine Beuteobjekte scheinen im Innern eines Heliozoon sehr schnell der Verdauung anheimzufallen. Ein Exemplar von Actinophrys sol nimmt Flagellaten auf[1]). „Schon nach 10 Minuten war die Form des (Beute-) Tieres nicht mehr zu erkennen", das Chlorophyllkörnchen, welches es enthielt, wurde bald braunrot. „Nach ca. 25 Minuten war die Verdauung beendet. Die Vakuole verschwand bei der darauffolgenden Ausscheidung des Chlorophyllrestes".

Gleichfalls eine Actinophrys hatte eine losgerissene Vorticella aufgenommen. Nach 15 Minuten hörten die Bewegungen der Beute auf (Giftsekretion?, Greenwood). Nach etwa 70 Minuten war von der Vorticella nur mehr ein Haufen granulierter Substanz übrig. Greenwood[3]) beobachtete ein Actinosphärium, das 10 Uhr vormittags eine Crustaceenlarve aufgenommen hatte. Um 7 Uhr abends war die Beute zu einer amorphen Masse gelöst.

Auch Radiolarienkolonien (Sphaerozoum punctatum) vermögen ganze kleine Crustaceen aufzunehmen. Ein Ostracode hatte sich in die Gallerte der Kolonie eingebohrt und war zugrunde gegangen. Am anderen Tag fand Brandt[4]) den Kruster tot: „An ihm befand sich ein Netz von dicken Plasmasträngen. So bedeutende Ansammlung von Rindensubstanz („Sarcodictyum", das dünne Plasmanetz, von welchem die Pseudopodien ausstrahlen) wie in der unmittelbaren Umgebung der Beute fand sich sonst nirgends in der Kolonie....Ein Teil des Plasmanetzes befand sich innerhalb der Ostracodenschale und hatte augenscheinlich die fast vollständige Beseitigung der Weichteile besorgt."

Das Phäodium der Tripyleen und anderer Radiolarien. Bei mancherlei Tieren, die von kleinen Nahrungskörperchen leben, werden die aufgenommenen Partikel durch gallertige oder schleimartige Substanzen eingeschlossen, innerhalb welcher sie dann der Verdauung anheimfallen (Muscheln, Ascidien, Brachiopoden, Amphioxus etc.). Ähnliches scheint auch für manche Radiolarien (Tripyleen u. a.) zu gelten. In ihrem Extracapsulum fand man eigenartige, z. T. pigmentierte Sekrettropfen, Schollen,

[1]) Meißner, M., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 46, 1888, S. 498.
[2]) Štolc, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 68, 1900, S. 625.
[3]) Greenwood, Journ. Physiol. London, Vol. 7, p. 253.
[4]) Brandt, K., Die koloniebildenden Radiolarien (Sphärozoa) des Golfes von Neapel in Fauna und Flora d. G. v. N. Nr. 13, 1885. Zur Foraminiferenverdauung vgl. auch Schaudinn, Anhang z. d. Abhandl. K. Akad. Wiss. Berlin, 1899, S. 1.

in denen sich ein Teil der aufgenommenen Nahrungsparzellen nachweisen ließ. Haecker[1]) machte es durch Färbung mit Mucikarmin und Muchämatein (P. Mayer), sowie mit Methylenblau (nach Süßdorf) wahrscheinlich, daß die einzelnen Tropfen („Phäodellen") „kleine, schleimartige Sekrettropfen sind, welche sich nach und nach in eine gallertartige Substanz verwandeln" (S. 542). Haecker meint, diese Phäodellen enthielten „in ihrem schleimartigen Substrat Enzyme gelöst", so „daß die Phäodellen tatsächlich die Funktion von Verdauungsvakuolen haben". Sie werden frei von Einschlüssen sezerniert und nehmen diese letztere auf, indem sie sich an sie anlegen „wie eine Amoeba verrucosa an einen Oscillarienfaden", offenbar, um die Fremdkörper zur Verdauung in sich aufzunehmen (Fig. 9).

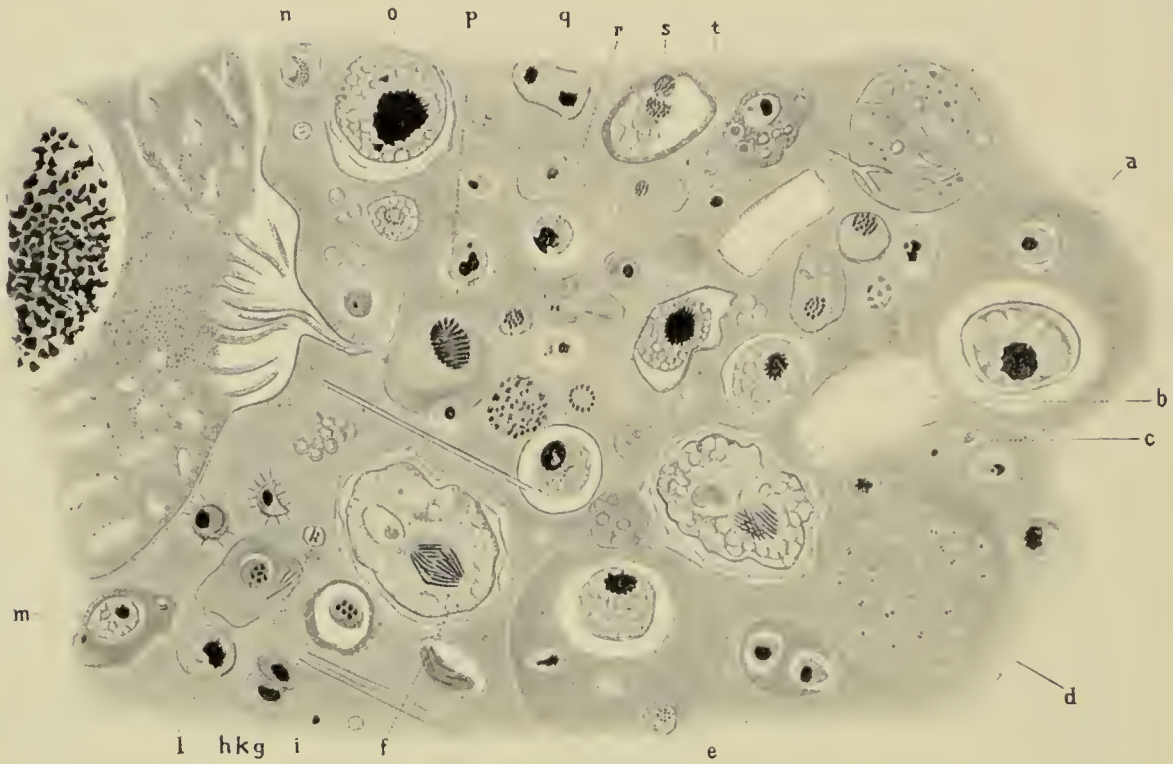


Fig. 9.

Aulacantha scolymantha typica. Teil eines Phäodiums, Vergr. 930. Man sieht die großen homogenen Ballen, die Phäodellen z. B. bei a mit zwei Algensporen, bei d mit Mikrosporen einer Diatomee. (Die übrigen Buchstaben beziehen sich auf verschiedene Nahrungsobjekte meist Diatomeensporen in verschiedenen Entwicklungsstadien) (n. V. Haecker).

b) Verdauung von Kohlehydraten.

Kohlehydrate scheinen in der Ernährung der Sarcodinen nur eine untergeordnete Rolle zu spielen. Moutons[2]) Methode gestattete keinen sicheren Nachweis amylolytischer Wirkung. Allerdings löst sein Amöbenextrakt Stärke, doch kann diese Wirkung, im Gegensatz zur Proteolyse, auch auf Rechnung der Bakterien kommen.

Auch die direkte Beobachtung hat zu absolut sicheren Resultaten nur bei einigen wenigen Formen geführt. Greenwood[3]) spricht der Amoeba proteus jedwedes Verdauungsvermögen für Stärke ab. Ja,

[1]) Haeeker, Valentin, Tiefseeradiolarien. Wissenseh. Ergebn. deutseh. Tiefseeexpedition Bd. 14. Jena, G. Fiseher 1908. Vgl. S. 539 ff.

[2]) Mouton, Ann. Inst. Pasteur T. 16, 1902, p. 457.

[3]) Greenwood, Journ. Physiol. London, Vol. 7, 1886, p. 253.

Stärkekörner sollen sich als unverdaulich schon dadurch charakterisieren, daß gar keine Vakuole um sie gebildet wird. Meißner[1]) fütterte Exemplare von Amoeba princeps, Amoeba radiosa und Pelomyxa palustris mit ungequollenen Reisstärkekörnern und fand, daß diese noch nach 8 Tagen unverändert erschienen (Jodprobe und Polarisation, wie bei normalen Stärkekörnern). Doch gelang es andererseits Štolc[2]) bei Pelomyxa palustris (in die Nähe der Gattung Amoeba gehörig) ein, wenn auch geringes, Stärkeverdauungsvermögen nachzuweisen (S. 636). Dies gilt auch für Amoeba proteus (S. 665). Die letztere nimmt geringe Mengen roher Weizenstärkekörner auf, welche dann nach einiger Zeit „korrodiert" (d. h. durch eine Amylase angedaut) erscheinen. Kartoffelstärke und Reisstärke erwiesen sich (auch gegen die Verdauung durch Pelomyxa) als sehr widerstandsfähig. In Pelomyxa erscheinen jedoch selbst Reisstärkekörner nach längerer Zeit korrodiert. Pelomyxa weist — wie wir noch sehen werden — Glykogenkörner als normale Reserve auf, die im Hunger schwinden, bei Fütterung mit Stärkekörnern aber wieder ergänzt werden. Gewiß ein deutlicher Hinweis auf Verdauung und Verwertung von Stärke. In der Tat nimmt Pelomyxa Weizenstärke in größeren Mengen auf, und es läßt sich später an diesen Körnern Korrosion leicht nachweisen. (Bakterienwirkung konnte ausgeschlossen werden.)

Was nun die höheren Sarcodinenformen anbetrifft, so scheint auch bei ihnen das Vermögen, Stärke zu verdauen, wenig ausgesprochen und überhaupt wenig verbreitet zu sein. P. Jensen[3]) wies im Laufe der von uns schon erwähnten Versuche, Foraminiferen (z. B. Orbitolites) mit Stärke zu füttern, die Verdauung dieser Stärke nach. Nach 4—5 Tagen treten Korrosionen auf; Jod erzeugt nicht mehr schwarzblaue, sondern alle jene Färbungen, die bei der Behandlung der ersten Produkte einer Stärkeverdauung mit Jod auftreten. Es bleibt schließlich von den Körnern nur mehr ein schwammiges Gerüst übrig. Für Trichosphaerium siboldi (gehört nach Lang in die Nähe der beschalten Amöben) bezeichnet F. Schaudinn[4]) Amylumkörner als „unverdauliche Überreste der Algenzelle". Actinosphaerium soll nach Greenwood[5]) Stärke nur selten aufnehmen und sie nach kurzer Zeit unverdaut von sich geben.

Verdauung von Cellulose: Celluloseverdauung scheint bei Sarcodinen keineswegs selten zu sein. Rhumbler[6]) beobachtet sie bei Amoeba verrucosa, welche einen durch „Import" aufgerollten Oscillarienfaden verdaut. Wir hörten schon, daß der Faden schließlich „in unregelmäßig zusammengebackene Stücke zerbricht, die schließlich früher oder später in braunrote Krümel zerfallen." Dieser Zerfall setzt eine Lösung der Cellulosemembran unseres Oscillarienfadens voraus. A. Štolc fand in zahlreichen Versuchen, daß bei ausgehungerten Pelomyxa-Exemplaren, deren Glykogenreserven (sog. Glanzkörper) völlig geschwunden waren bei Fütterung mit Baumwoll- und Filtrierpapierfasern, die massenhaft aufgenommen wurden, diese Glykogenreserven sich wieder ergänzten. Eine Veränderung der Cellulosefasern ließ sich nicht direkt beobachten; waren sie aber mit Kongorot gefärbt, so sah der Autor einzelne Vakuolen,

[1]) Meißner, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 46, 1888, S. 498.
[2]) Štolc, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 68, 1900, S. 625.
[3]) Jensen, P., Arch. ges. Physiol. Bd. 87, 1901, S. 361.
[4]) Schaudinn, Anhang z. Abh. K. preuß. Akad. Wiss. Berlin 1899, S. 1.
[5]) Greenwood, Journ. Physiol. London Vol. 7, 1886, p. 253. Vol. 8, 1887, p. 263.
[6]) Rhumbler, Arch. Entw.-Mech. Bd. 7, 1898, S. 104. (S. 241).

deren flüssiger Inhalt rot gefärbt erschien, zum Zeichen, daß eine Lösung stattgefunden haben muß [1]) (S. 647). Die Formen, welche in der Wand der Algenzellen Löcher anzubringen vermögen, um sich des Zellinhaltes

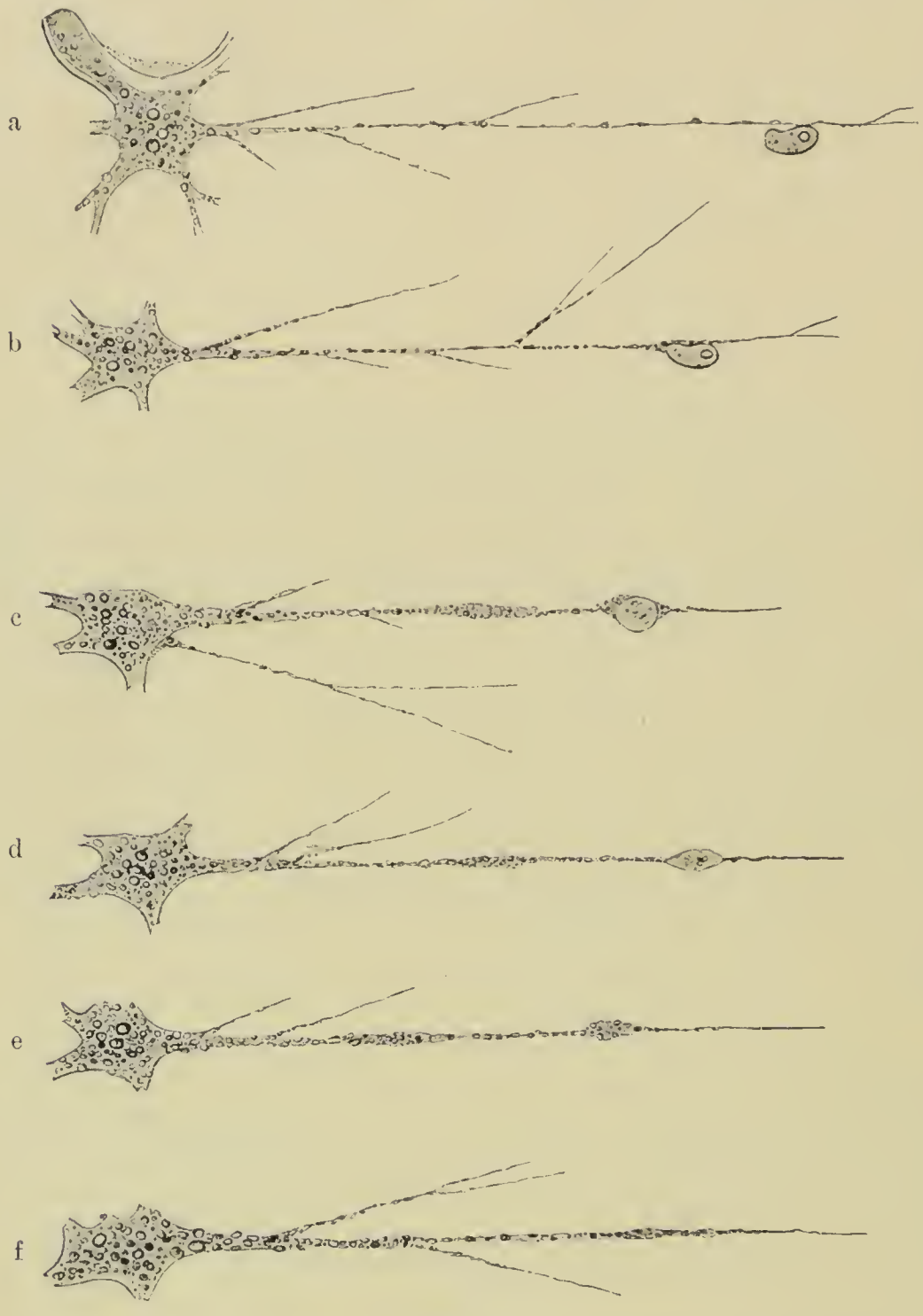


Fig. 10.

Ein lang ausgestrecktes Pseudopodium von Lieberkühnia, auf dem sich ein Infusor gefangen hat. a—f verschiedene Stadien der Verdauung dieses Infusors (n. Verworn).

zu bemächtigen, dürften dies auch auf Grund eines celluloselösenden Ferments (Cellulase oder Cytase) tun (Vampyrella-Arten. L. Cienkowsky)[2]).

[1]) Greenwood (Journ. Physiol. London Vol. 7, 1886, p. 253) findet keine Celluloseverdauung bei Amöben und Actinosphärium, doch scheint solche Verdauung nach Štolc eben nur indirekt nachweisbar.

[2]) Cienkowsky, Arch. mikr. Anat. Bd. 1, 1865, S. 203.

Nach Štolc[1]) läßt sich bei Pelomyxa ein Anwachsen der durch Hunger reduzierten Glanzkörper (Glykogen) durch Verfütterung eines Glykosids konstatieren: Coniferin. Man müßte daher auch auf das Vorhandensein eines glykosidlösenden Ferments schließen (S. 650). Diese Fermente sind ja im Tierreiche keineswegs selten zu finden.

c) Verdauung von Fett.

Die Fettverdauung der Sarcodinen wurde nur wenig untersucht, im wesentlichen mit negativem Erfolg. Meißner[2]) und Greenwood[3]) konnten bei Amöben keinerlei Veränderung an aufgenommenen Fetttropfen nachweisen (Milch, emulgiertes Olivenöl). Bei Actinosphärium hält Greenwood geringe Fettverdauung für wahrscheinlich. Štolc (l. c. S. 659) konnte einen Einfluß verfütterten Fettes auf die Glykogenbildung ausgehungerter Pelomyxen nicht nachweisen.

3. Der Ort der Verdauung

ist bei den Amöben im Endoplasma zu suchen. Daß bei den Foraminiferen schon auf den Pseudopodien, und gegebenenfalls nur daselbst, Verdauung stattfinden kann, hörten wir schon (vgl. Fig. 10). Bei Radiolarien ist es das Extracapsulum, speziell wohl die Rindenschicht (das Plasmanetz oder Sarcodictyum), wo die Verdauung stattfindet. Heliozoen verdauen meist in der Rindenschicht, Actinosphärium aber im Endoplasma.

D. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

Die Saftabscheidung ist bei den Sarcodinen eine Reaktion auf Fremdsubstanzen, welche in das Innere des Plasmas aufgenommen wurden.

Was nun die Sekretion unmittelbar veranlaßt, steht im einzelnen noch nicht hinlänglich fest. In manchen Fällen scheint das Vorhandensein verdaulicher Körper eine Vorbedingung der Saftsekretion zu sein. Wenigstens meint Greenwood[4]): Um Unverdauliches (als Beispiel dienen u. a. Stärkekörner, siehe Verdauung von Kohlehydraten) wird kein Saft abgeschieden. Aber mehrere Autoren beschreiben die Bildung echter Vakuolen um unverdauliche Partikel: so z. B. Le Dantec[5]), der Vakuolenbildung um Alizarinpartikel beobachtete und Schaudinn[6]), der bei Trichosphaerium siboldi auch um aufgenommene unverdauliche Stoffe Vakuolenbildung nachweist.

Über den Sekretionsvorgang bildet Štolc[7]) sich bei Pelomyxa palustris folgende Vorstellung: „Um die aufgenommene Nahrung wird vom Protoplasma eine Grenzhaut gebildet, wodurch die Basis eines osmotischen[8]) Systemes gegeben ist. Durch die Plasmahaut (Grenzhaut) müssen Enzyme hindurchtreten, nachdem dieselben von den im Protoplasma enthaltenen Zymogenen abgespalten wurden“ (S. 661). —

[1]) Štolc, Z. wiss. Zool., Bd. 68, 1900, S. 625.
[2]) Meißner, Z. wiss. Zool.. Bd. 46, 1888, S. 498.
[3]) Greenwood, Journ. of Physiol., London, Vol. 8, 1887, p. 263.
[4]) Greenwood, Journ. Physiol. London Vol. 7, 1886, p. 253; Vol. 8, 1887, p. 263.
[5]) Le Dantec, Ann. Inst. Pasteur T. 4, 1870.
[6]) Schaudinn, Anhang Abh. K. Akad. Wiss. Berlin 1899, S. 1.
[7]) Štolc, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 68, 1900, S. 625.
[8]) Ich erinnere daran, daß wir heute mit dem Begriff Osmose vorsichtiger umgehen.

E. Die Absorption.

Über die Absorption aus den Vakuolen ist nichts bekannt. Wir wissen nur nach Greenwood [1]), daß nach einer bestimmten Zeit die Vakuole, in welcher die Verdauung stattgefunden hat, kleiner und kleiner wird, um schließlich ganz zu verschwinden. Und zwar geschah dies bei Amoeba proteus nach 2—6 Stunden, je nach Größe der Nahrung (Infusorien, Rotiferen, bei leichter verdaulicher Nahrung auch eher).

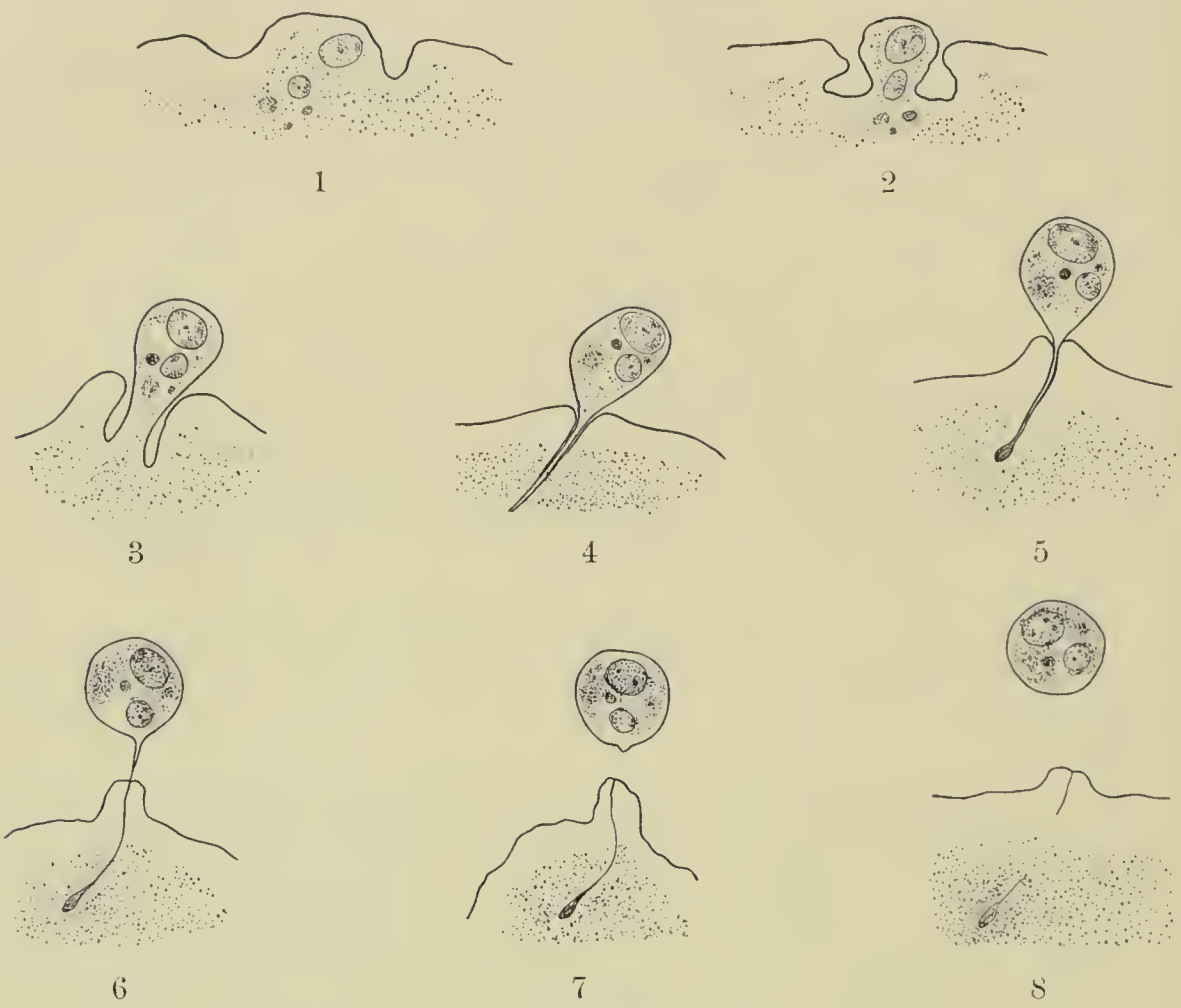


Fig. 11.
Abschnürung einer Kotblase bei Amoeba terricola (n. Grosse-Allermann).

F. Kot und Kotentleerung.

Greenwood findet nach „Verlust der Vakuole" als Rückstand einige grobe, stark lichtbrechende Körnchen. Diese bleiben noch einige Zeit im Amöbenkörper. Die Zeit richtet sich wieder nach der Verdaulichkeit, wobei es sich herausstellte, daß Unverdauliches zuweilen sehr lange in der Amöbe verweilt; z. B. werden Infusorien- und Rotiferenreste nach 1—4 Tagen ausgestoßen, Stärkekörner nach 7 Tagen, kleine Karminkörner zuweilen erst nach 12 Tagen. Schaudinn [2]) berichtet: „Die nicht verdaubaren Nahrungsreste werden von den Trichosphärien allmählich zu größeren Klumpen zusammengeballt und dann ausgestoßen, oft bleiben sie aber noch lange Zeit im Innern des Weichkörpers und

[1]) Greenwood, Journ. Physiol., London, Vol. 8, 1887, p. 263.
[2]) Schaudinn, Anhang Abh. K. Akad. Wiss. Berlin 1899, S. 1.

werden durch eine vom Plasma abgeschiedene Kittsubstanz zu stark lichtbrechenden, kugeligen Körpern (Sterkome) umgebildet, wie sie auch sonst bei schlickbewohnenden Rhizopoden sehr verbreitet sind" (vgl. Schaudinn, l. c. S. 46, 47).

Die Kotentleerung (Rhumbler[1]) S. 239 ff.). Hat sich um die Nahrung eine Vakuole gebildet, so enthält diese nach der Verdauung den Kot. Dieser wird dann durch Platzen der Vakuole entleert, und hierbei oft ziemlich weit von der Amöbe fortgeschleudert. Liegt der Kot nicht in einer Vakuole, so wird er nur seltener, nach Durchtritt durch das Ektoplasma, abgeschleudert. Häufiger erfolgt dieser Durchtritt durch das Ektoplasma langsam, auch können die Kotpartikel dann eine Weile an der Oberfläche der Amöbe hängen bleiben, bis sie abgestreift werden. Auch die Kotabgabe sucht Rhumbler auf physikalisch-chemischem Wege zu erklären.

Bei der uns bekannten, mit Pellicula versehenen Amoeba terricola tritt der Kot in eine Protuberanz, die sich in eigentümlicher Weise (vgl. Fig. 11) als pelliculaumschlossene Blase abschnürt. Der Stiel der Blase wird vor der Abschnürung invaginiert, der hierbei sich bildende innere Pelliculakanal löst sich auf, wie wir dies bei der oben skizzierten Nahrungsaufnahme durch Invagination sahen. Offenbar dient das Einziehen des Halses der Kotblase dazu, beim Abschnüren keine offene Wunde in der Pellicula entstehen zu lassen[2]).

Auch bei Amoeba dofleini wird der Kot durch einen Kanal abgegeben, der sich von der Nahrungsvakuole zur Peripherie bildet: das Tier kriecht weg, der Kanal — mit dem Kot an seinem Ende „verkürzt sich" (stülpt sich aus), schließlich bleibt das Klümpchen frei liegen[3]). Viele Sarcodinen stoßen auch unverdaute Nahrung aus, wenn man sie reizt (z. B. Actinosphärium). Das Ausstoßen einer langen Diatomee aus Actinosphärium und eines langen Algenfadens aus Amoeba verrucosa beschreibt Rhumbler[1, 4]), als sei der Nahrungskörper „von unsichtbarer Hand...herausgezogen worden".

G. Das weitere Schicksal der Nahrung.

Das weitere Schicksal der Nahrung (nach der Absorption) ist so gut wie unbekannt. Die einmal assimilierte (wieder aufgebaute), Nahrung dürfte durch Plasmaströmungen den einzelnen Körperregionen zugeführt werden. Bei den Radiolarien ist das intrakapsuläre Plasma mit dem extrakapsulären durch Plasmabrücken verbunden, welche die Öffnungen der Kapsel durchsetzen. Auch auf diesen Verbindungen lassen sich die langsamen Strömungen nachweisen, welche offenbar die Nahrung zu verteilen berufen sind[5]).

Beim Aufbau der eigentlich lebenden Substanz wird von verschiedenen Autoren dem Kern ein Hauptanteil zugeschrieben. Štolc[6]) zeigt,

---

[1]) Rhumbler, L., Arch. Entw.-Mech., Bd. 7, 1898, S. 103.

[2]) Penard, Arch. Protistenk., Bd. 6, 1905; Grosse-Allermann, Ibid. Bd. 17, 1909, S. 203.

[3]) Neresheimer, Arch. Protistenk., Bd. 6, 1905.

[4]) Rhumbler, Zeitschr. allg. Physiol., Bd. 1, 1902, S. 279.

[5]) Khainsky, (Arch. Protistenk., Bd. 21, 1911, S. 165) hält gewiße Körnchen im Endoplasma von Arcellen für „Produkte der Verdauung". (Siehe Ähnliches bei den Wimperinfusorien S. 97. Fußnote 4.)

[6]) Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 1, 1902, S. 209; Arch. Entw.-Mech., Bd. 29, 1910, S. 152.

daß kernlose Stücke von Amoeba proteus, die er über einen Monat am Leben erhielt, größere Leucinkrystalle enthalten als normale. Er schließt auf geringen Verbrauch infolge mangelnden Stoffaufbaues etc. —

II. Reservestoffe.

Das Protoplasma der Sarcodinen enthält „Einschlüsse", in Form von Körnchen, Tröpfchen und Kryställchen, die wir, zum Teil, sicher als Reserven anzusehen berechtigt sind. Wir werden nämlich, wenn wir uns mit Infusorien beschäftigen, bei denen diese Dinge viel gründlicher erforscht sind, sehen, daß derartige Einschlüsse im Hunger schwinden, also verbraucht werden.

Fett. Einschlüsse finden sich bei Amöben und den ihnen nahestehenden Formen, nur im Endoplasma. Unter den bei Amöben beobachteten Einschlüssen pflegen Fetttropfen (Ölkügelchen) angegeben zu werden (Lang, Vgl. Anat. Aufl. 2, Protozoen, S. 35 etc.).

Fetttropfen finden sich in bedeutenderen Mengen im intrakapsulären Plasma der Radiolarien.

Im Innern der Zentralkapsel der Polycyttarier, unter den Radiolarien, findet sich stets ein großer zentral gelagerter, gefärbter Öltropfen, der wohl andere Bedeutung haben dürfte, als die einer Reserve [1]).

Kohlehydrate. Am besten sind wir über die Bildung und Speicherung von Glykogen bei Pelomyxa palustris durch die Untersuchungen von Štolc [2]) unterrichtet. Bei diesen amöbenähnlichen Formen waren unter dem Namen „Glanzkörper", mehr oder weniger kugelige Körperchen bekannt. Diese bestehen nun aus Glykogen, das mit einer Hüllmembran (schwerlösliches Kohlehydrat) umgeben ist. Wir hörten schon, daß diese Glykogenmengen im Hunger schwinden, und bei Fütterung mit Stärke, Glykogen, Cellulose und Coniferin sich wieder einfinden. Versuche mit Verfütterung von Zuckerarten, um deren Einfluß auf Glykogenbildung festzustellen, gaben kein sicheres Ergebnis. Durch Verfütterung von Eiweiß und eiweißähnlichen Substanzen, oder Fett konnte Štolc keine Glykogenbildung hervorrufen. —

Bei Vampyrella vorax findet Zopf [3]) gewisse winzige, feste Körperchen von 0,001—0,004 mm Durchmesser, die eine konzentrische Schichtung aufweisen. Cellulose, Stärke (mit Jod-Jodkali), Cellulin konnten ausgeschlossen werden. Zopf hält sie für Paramylum (in Kalilauge von 10 %, oder konzentrierter Schwefelsäure quellen sie stark auf und lösen sich dann plötzlich) und meint, daß sie aus den Kohlehydraten der gefressenen Algen- (etc.) Zellen gebildet werden. Mit Ausnahme einer einzigen Angabe [4]) und abgesehen von unserem Fall, ist Paramylum nur bei der Gruppe der Euglenoiden gefunden worden (Siehe S. 80 Fußnote 2).

Angaben über Eiweißreserven finden sich ebenfalls. Schaudinn [5]) beschreibt solche bei Trichosphaerium sieboldi: kleine stark licht-

---

[1]) Nach Borgert (Arch. Protistenk., Bd. 16, 1909, S. 1) kommt bei Radiolarien (hauptsächlich bei Aulacantha scolymantha beobachtet) gelegentlich eine pathologische Anhäufung von Fetttropfen in Extra- und Intracapsulum, auch im Kern vor: Fettige Degeneration.

[2]) Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 68, 1900, S. 625 (vgl. auch Greeff, R., Arch. mikr. Anat., Bd. 10, 1874).

[3]) Zopf, W., Zur Morphologie und Biologie der niederen Pilztiere (Monadinen). Leipzig, Veit & Co., 1885.

[4]) Bei schwärmenden Hämatococcuszellen nach Cohn.

[5]) Schaudinn, Anhang Abh. K. Akad. Wiss., Berlin 1899, S. 1.

brechende Körnchen: Proteinkrystalloide; sie treten vor der Encystierung auf und verschwinden später wieder, sind also wohl auch als Reserven anzusehen.

Was die Hungererscheinungen betrifft, so wollen wir auf die Infusorien verweisen, sowie auf Schaudinns Arbeit über Trichosphärium[1]); beim Hungern dieser Sarcodinen sind zwei Punkte von Wichtigkeit für uns: 1. Schwinden aller Plasmaeinschlüsse, 2. grobe Vakuolisierung des von Einschlüssen frei gewordenen Plasmas, bis zu dessen Zerfall (nach etwa 3 Wochen). Nach Khainsky (l. c. S. 178) treten bei Arcellen im Hunger solche Vakuolen nicht auf. Arcella vermag 5 bis 6 Tage zu hungern. —

A. Štole[2]) beobachtet bei der, den Amöben nahestehenden Form Pelomyxa palustris, daß im vorgerückten Hungerstadium einzelne Teile des Plasmas absterben und von dem lebenden Reste in einer Verdauungsvakuole verdaut werden.

II. Die Flagellaten (Geißeltiere).

In dieser Gruppe fassen wir mannigfach gestaltete Protisten zusammen, die gemeinsam durch den Besitz eines bis mehrerer Geißelhaare ausgezeichnet sind.

Manche niedere Flagellaten unterscheiden sich bezüglich ihrer Ernährung nicht von den Sarcodinen; ihre Geißeln — wenn ihnen überhaupt, wie allerdings meist, eine bewegende Rolle zukommt — haben mit der Nahrungsaufnahme nichts zu tun. Höchstens leisten die Organelle bei der Jagd Dienste. Anders bei den etwas höher stehenden Flagellaten. Zum Teil ist hier die Nahrungsaufnahme Nebenfunktion der zur Ortsbewegung dienenden Geißelhaare, zum Teil ist sie ihre Hauptaufgabe: bei festsitzenden Formen.

A. Die Nahrung der Flagellaten.

Im großen und ganzen nähren sich die Flagellaten von solchen kleinen Körperchen, deren sie habhaft werden können: Detritus, Bakterien, Stärkekörner, kleine Protozoen oder einzellige Algen u. a. m. Gelegentlich aber werden Algen „ausgesogen" oder auch ganz verschluckt, die um vieles größer sind als der Flagellat. Als Bakterienfresser spielen unsere Tiere, wie es scheint, eine große Rolle: Choleravibrionen und Typhusbazillen werden von Bodo (z. B. ovatus und B. saltans) in großen Mengen gefressen. Ja nach Huntemüller sollen Gefäße mit Wasser, dem Kulturen des Typhusbazillus zugesetzt wurden, durch Bodo ovatus vollkommen von dem Krankheitserreger befreit werden[3]).

Viele Flagellaten leben nach Art der Pflanzen durch Kohlensäureassimilation. Wir werden uns nicht eingehend mit ihnen beschäftigen.

Zahlreich sind die parasitisch lebenden Formen, die man zu den Flagellaten rechnen muß, z. T. handelt es sich um Krankheitserreger (z. B. Trypanosomen), z. T. leben sie etwa im Darm und scheinen dann oft —

---

[1]) Anhang Abh. K. Akad. Wiss., Berlin 1899, S. 1.

[2]) Štole, Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss. Math. nat. Cl., 1908. V. Auf Besonderheiten bei dem Hungerabbau kommen wir späterhin zu sprechen.

[3]) Huntemüller, Otto, Arch. Hyg., Bd. 54, 1905, S. 89; Fehrs, Hyg. Rundsch. Jahrg. 16, 1906, S. 113.

harmlos — von dessen Inhalt: Detritus, Stärkekörnern, Bakterien zu zehren (Trichomonas intestinalis, Trichomonas batrachorum, Lophomonas blattarum u. a. m.).

B. Nahrungsfang und Aufnahme.

1. Formen, die an allen Stellen ihres Körpers Nahrung aufnehmen können. Als eine Art Übergang von den Amöbenartigen zu den Geißeltieren sieht man Formen an, die, mit einem oder zwei

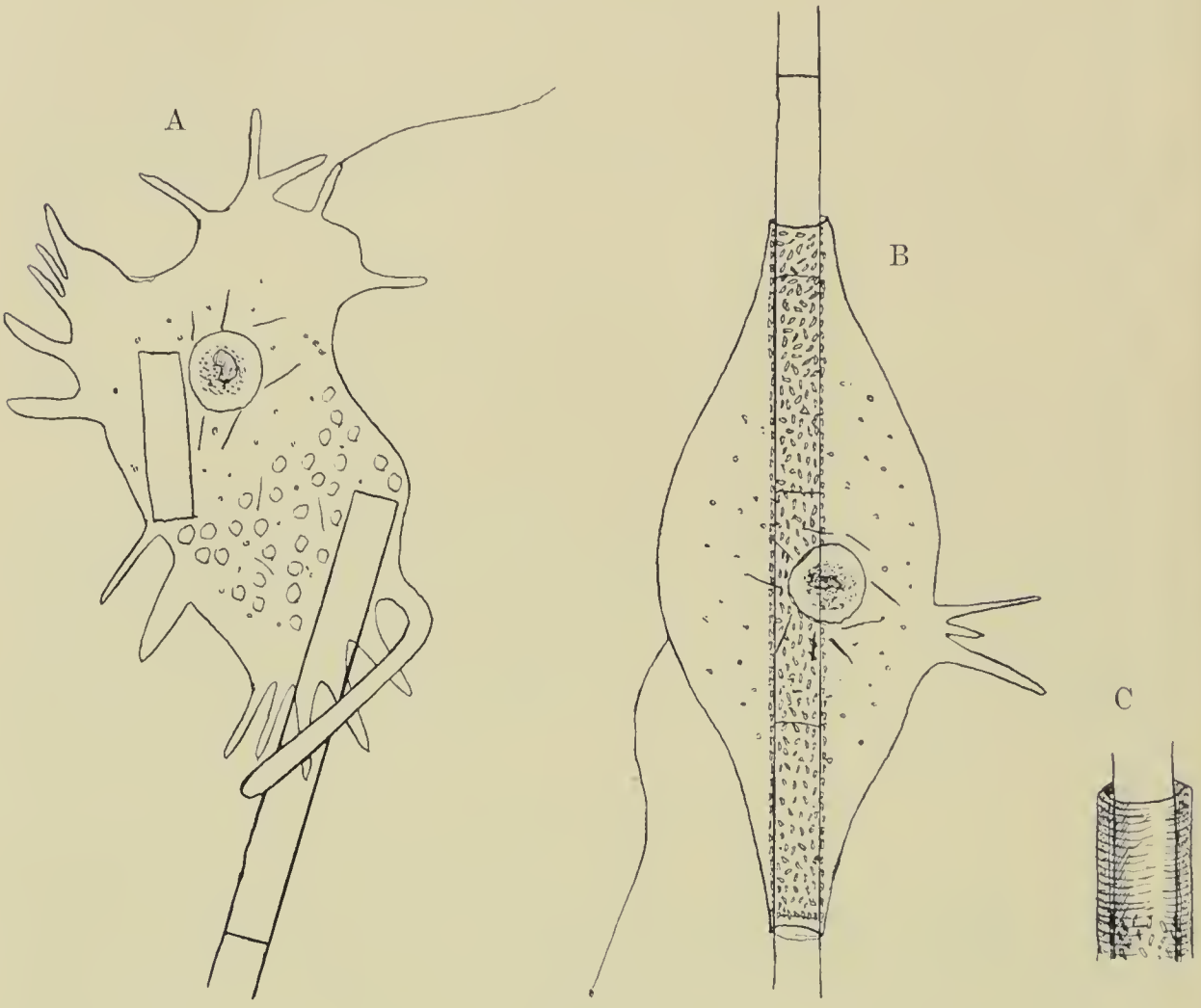


Fig. 12.

Mastigella vitrea. A Ergreifen eines Algenfadens. B, C Der Algenfaden wird innerhalb des Tieres durch „Klebkörner" festgehalten (n. Goldschmidt).

Geißelhaaren ausgestattet, doch der amöboiden Bewegung nicht entbehren. Sie gehören alle der untersten Ordnung der Flagellaten, den Monadinen (Protomonadinen) an. In erster Linie sind hier zu nennen die „Mastigamöben", echte Amöben mit Lobopodien und daneben einem oder zwei Geißelhaaren. Nach Lang[1]) wird beim Schwimmen das Geißelhaar, beim Kriechen aber werden die Lobopodien verwandt. Hingegen beobachtet Goldschmidt[2]) „daß die Geißel der Mastigella (vitrea) für die Bewegung des Tieres überhaupt keine Rolle spielt" (S. 105, möglicherweise ein Tastorgan). So soll denn auch die Geißel, die, nach Saville Kent[3]),

[1]) Lang, Vgl. Anat. Protozoa A. 2, S. 118.
[2]) Goldschmidt, Arch. Protistenk. 1907, Suppl. 1, S. 83.
[3]) Saville Kent, A Manual of the Infusoria. 2 Vol., London 1880/82.

bei Mastigamöba Nahrungsteilchen in den Bereich des Protistenkörpers bringt, bei Mastigella, nach Goldschmidt, an der Nahrungsbeschaffung gar nicht beteiligt sein: Mastigella vitrea ist äußerst gefräßig, neben kleinen Wesen (Diatomeen etc.) bilden Algenfäden verschiedener Arten, von zum Teil (relativ zum Flagellaten) enormer Länge, ihre Hauptnahrung. Diese Fäden werden wie Fig. 12 A zeigt mit den Lobopodien ergriffen. Hierauf fließt das Plasma langsam um den Faden herum. Der Faden kann auch in der Mitte ergriffen werden. Ist dieser Algenfaden aber gar zu lang, so wird er, nach völliger Aufnahme, geknickt: hierzu biegt sich das Tier derart, daß es eine V-ähnliche Form annimmt. Alle diese Leistungen werden durch die klebrige Oberflächenbeschaffenheit des Flagellaten unterstützt, die hier durch besondere Klebkörner bedingt ist, welche sich außerhalb der Pellicula befinden und sich stets da ansammeln, wo es etwas zu packen gibt; also auch auf der Oberfläche der Nahrungsvakuole, etwa beim Akte des Knickens (Fig. 12 B, C).

Sehen wir von diesen Geißelamöben ab, so sind die Protomonadinen insoweit echte Flagellaten, als sie zur Ortsbewegung sich ausschließlich der Geißel bedienen. Beim Schwimmen hat ihr Körper, trotz gewisser Beweglichkeit, wohl umschriebene Form, die (durch Lobopodien wenigstens) nicht verändert wird. Kommt solch ein schwimmender Protist aber mit Nahrungskörpern in Berührung, so tauscht er die Flagellatenform gegen die der Amöben (oder doch von Sarcodinen), und nach Art dieser Tiere bemächtigt er sich der Beute. Ist die Nahrung aufgenommen, so nimmt das Tier wieder eiförmige Gestalt an und schwimmt mit der Geißel davon (z. B. Dimorpha longicauda u. a.)[1]).

Fig. 13.

Bodo globosus, ein Raphidium ansaugend (n. Klebs a. Biedermann).

Das uns schon bekannte „Anbohren und Aussaugen" von Algenfäden wurde auch bei Monadinen beobachtet, so bei Dimorpha alternans. Bei Bodo globosus (gehört allerdings zu den Heteromastigoda) beschreibt Klebs (S. 311) diese Aufnahme wie folgt: „Das Tier legte sich z. B. an ein kleines Raphidium (Alge), wurde vollkommen unbeweglich und spitzte sein Vorderende oberhalb der Geißelgrube (die Geißeln befinden sich bekanntlich vorn) schnabelförmig zu. Damit bohrte es die Alge an und sog langsam die grünen Inhaltsbestandteile in den Körper hinein, so daß schließlich nur die leere Zellhaut übrig blieb" [2]).

2. Ohne daß ein Zellmund vorhanden wäre, ist die Aufnahme der Nahrung mehr oder weniger lokalisiert. a) Euflagellaten ohne Zellmund. Bei den meisten Flagellaten wird die Nahrung durch die Bewegung des Geißelhaares gegen den Körper des Tieres geschleudert, woselbst dann die Aufnahme stattfindet. Wir dürfen

[1]) Klebs, Georg, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 55, 1893, S. 265. Nicht immer trifft bei der Nahrungsaufnahme die Vergleichung mit Amöben zu. Dimorpha radiata nimmt zur Nahrungsaufnahme eine Form an, die an das Sonnentierchen Actinophrys erinnert. Kleine Tiere, die gegen die Pseudopodien von D. radiata anschwimmen, erscheinen plötzlich gelähmt und werden umflossen (Klebs S. 301). Dimorpha laciniaegerens vermag sich auch als Flagellat zu ernähren.

[2]) Weiteres über amöboide Nahrungsaufnahme bei Flagellaten: Cienkowsky, L., Arch. mikr. Anat., Bd. 1, 1865, S. 203; Carter, H. J., Ann. Mag. nat. Hist. (3), Vol. 12, 1863 (n. Biedermann); Fisch, C., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 42, 1885, S. 47. (Siehe auch Bütschli, Protozoen in Bronn.)

erwarten, daß diese Aufnahme vornehmlich in der Nähe der Geißelbasis stattfindet; da eben, wo das vom Geißelhaar gegen den Körper getriebene Wasser die Körperoberfläche trifft [1]). Es hat nun den Anschein, als habe, an der, vom Geißelwasserstrom getroffenen Stelle, die Oberfläche des Flagellaten in besonderer Weise die Fähigkeit erlangt, Nahrung aufzunehmen: Hier bildet das Plasma eine lippenartige Vorwölbung, in welcher sich eine Vakuole bilden kann [2]). Nach Bütschli (S. 210 Spumella [Monas]termo) bildet sich diese sog. Empfangsvakuole, zuweilen allerdings erst im Momente der Nahrungsaufnahme, doch in der Regel besteht sie schon vorher und kann auch unabhängig von dem Eintritt angestrudelter Partikel (Bakterien, Mikrokokken) entstehen. Die gefüllten (gelegentlich auch leeren) Vakuolen gleiten dann nach hinten hinab.

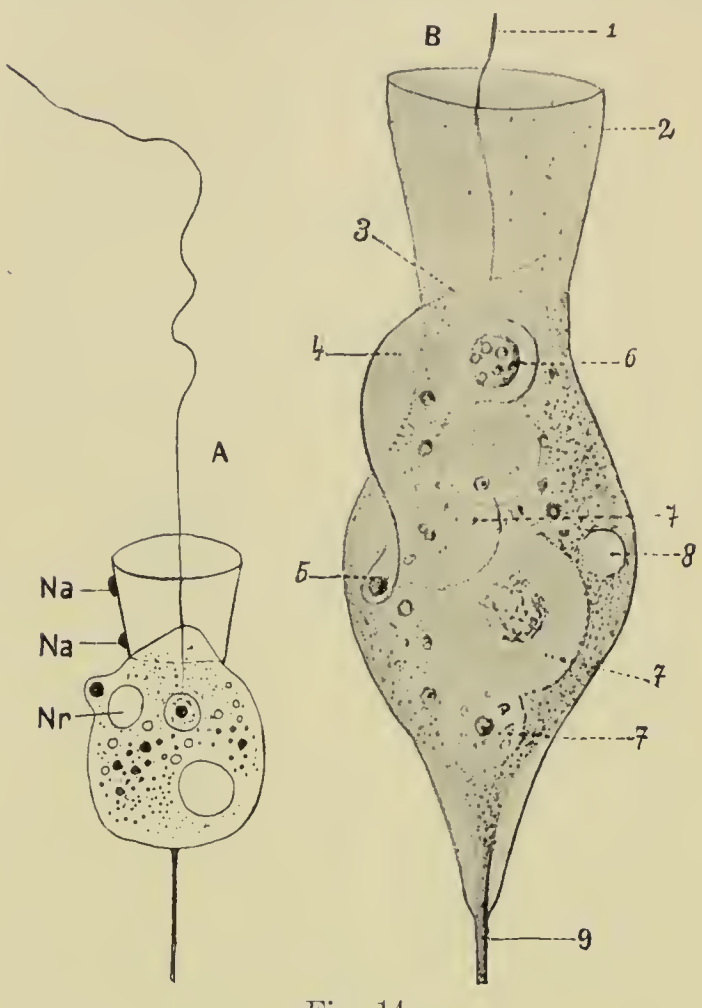


Fig. 14.

Codonosiga botrytis. A. Nahrungsaufnahme Na Nahrungskörper, Nr Nahrungsvakuole (nach Doflein). B zur Erläuterung von Fußnote 4 (n. Franzé aus Lang). 1 Geißel, 2 Kragen, 3 Fortsetzung des Kragens (dütenförmig) zur Bildung der scheinbaren Sehlingvakuole 4, 5 Einsenkung im hintersten Grunde der Düte, mit aufgenommener Nahrung, 6, 7 Nahrungsvakuolen, 8 Pulsierende Vakuole, 9 Stiel.

b) Auch die Choanoflagellaten haben keinen Zellmund; die Aufnahme bei ihnen ist derjenigen bei der vorigen Gruppe nicht unähnlich, doch wird sie durch den Besitz eines plasmatischen Kragens, welcher an dem vorderen (Geißel-) Pole befestigt ist, die Geißel einfassend, kompliziert. Nach neuesten Untersuchungen beteiligt sich auch eine Schleimsekretion an der Aufnahme. Hatte man geglaubt, im Kragen eine Art Schlund sehen zu dürfen, auf dessen Boden (also innerhalb des Kragens), die ernährenden Substanzen in den Flagellaten eindringen [3]), so konnte sich Bütschli [4]) davon überzeugen, daß Nahrung

[1]) Bei Bodo jaculans befindet sich die Aufnahmestelle allerdings in einiger Entfernung vom Geißelhaar (Fiseh, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 42, 1885, S. 47).

[2]) Cienkowsky, Arch. mikr. Anat. Bd. 6, 1871, S. 421; Bütschli, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 30, 1878, S. 205; Klebs, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 55, 1893, S. 265.

[3]) James-Clark, H., Ann. Mag. nat. Hist. (4) Vol. 1, 1868, p. 133, 188, 250 (Codosiga p. 194).

[4]) Bütschli, l. c. p. 224 bei Codonosiga botrytis. — Geza Entz (Természet. Füzet. K. 7. 1883, p. 46), R. Franzé (Zool. Anz. Bd. 16, 1893, S. 44. Der Organismus der Craspedomonaden, Budapest 1897), R. Ehrlich, (Biol. Zentralbl. Bd. 28, 1908, S. 117) haben die Tatsache der Aufnahme außerhalb des Kragens mit der Auffassung des Kragens als Sehlund vereinigen wollen: Die Autoren (vgl. Fig. 14 B) fassen den Kragen als spiralisch aufgerollte bewegliche Membran (Spiraldüte) auf; nicht aber als einen

nur außerhalb des Kragens, und zwar, wie er meinte, von einer Empfangsvakuole aufgenommen wird.

Doch hat auch der Kragen seine Bedeutung bei der Nahrungsaufnahme: die angestrudelten Partikel haften an seiner klebrigen Außenoberfläche und wandern, wohl durch Bewegungen dieser Plasmamembran, in gerader Linie dem Körper zu (Fig. 14 A Na). Haben sie das untere Drittel oder Viertel des Kragens erreicht, so treffen sie nach Burck [1]) auf eine eigentümliche Schleimschicht, die gleich den Schleimsekretionen mancher anderer „Partikelfresser" ihren Anteil bei der Nahrungsaufnahme zu haben scheint. Die Schleimschicht überzieht auch den eigentlichen Körper des Flagellaten; sie vermag sich von ihrer Unterlage abzuheben: hierdurch kann die Nahrung zwischen Schleim und Körper gelangen, und sie erscheint dann unter jener Schicht, gleichsam als in einer Vakuole, eingeschlossen. Diese Scheinvakuole hat Bütschli offenbar für die „Empfangsvakuole" gehalten; sie wandert dem Körper zu, an diesem entlang, um an geeigneter Stelle ihren Inhalt an das Plasma abzugeben. Innerhalb des Plasma bildet sich eine echte Vakuole (Codonosiga botrytis, Salpingoeca amphoridium und Salpingoeca vaginicola).

Über die Mechanik des Durchtritts der Nahrung in das Plasma oder in die Empfangsvakuole bei mundlosen Flagellaten, wissen wir so gut wie nichts. Es hat den Anschein, als habe man das Problem durch Feststellung einer Empfangsvakuole für gelöst betrachtet. Aber selbst wenn wirklich das Plasma dieser Tiere allgemein schon vor Eintritt der ernährenden Partikel, eine Vakuole zu bilden vermag, was zwingt die Partikel zu jenem Eintritt in sie? Doch wohl kaum ihre, vom Geißelhaar ihnen mitgeteilte Eigengeschwindigkeit. Man hat an Lobopodien gedacht und auch solche beobachtet (Saville Kent [2]), Zacharias [3])). Allein Burck (l. c.) zeigt, daß es sich hierbei nur um pathologische Erscheinungen handle. Damit aber ist nicht ausgeschlossen, daß etwa Invaginationserscheinungen oder Plasmaausstülpungen in kleinem Maßstabe, bei dieser Aufnahme statthaben. Bei den ähnlich organisierten „Choanocyten" (Ernährungszellen) der Spongien, wurden kleine Plasmavorstülpungen beobachtet, welche Nahrungspartikel, gleich der Eichelhülle die Eichel umfaßten [4]). Mit Rücksicht auf die Flagellaten aber sagt Biedermann [5]): „Ich muß gestehen, daß ich weder auf Grund der vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen, noch auch mit Rücksicht auf eigene freilich nicht sehr eingehende Untersuchungen völlig davon überzeugt bin, daß es sich bei den sogenannten Empfangsvakuolen wirklich um Vakuolen handelt. Ich erhalte von dem, was ich gesehen habe, vielmehr den Eindruck hyaliner Pseudopodien" (Lobopodien).

3. Formen mit Zellmund (Cytostoma). Bei einer ganzen Anzahl von Flagellaten finden wir eine Einrichtung, die dann bei den Wimper-

in sich geschlossenen Kragen. In der Spirallinie und unter dem Einfluß der Membranbewegung (Entfalten und Einrollen) gleitet die Nahrung nach unten. Am Ende des Spiralspaltes, der „quasi als Schlund funktioniert" (Franzé), trifft die Nahrung auf den Körper, in den sie ohne weiteres eindringt. Bütschlis Empfangsvakuole werde durch gewisse Teile des Kragens (Fig. 14 B 4) vorgetäuscht (siehe unten: Burck).

[1]) Burck, Arch. Protistenk. Bd. 16, 1909, S. 169 (unter Bütschlis Leitung). Verfasser tritt der Auffassung vom Kragen, als einer Spiralmembran entschieden entgegen (senkrechtes Absteigen der Partikel, kein Spalt im Kragen etc.).

[2]) Saville Kent, A Manual of the Infusoria. London 2, Vol., 1880/82.

[3]) Zacharias, Forschungsber. biol. Stat. Plön. Berlin 1894. T. 2.

[4]) Cotte, Jules, C. R. Soc. Biol., Paris T. 54, 1902, p. 1315.

[5]) In Wintersteins Handbuch der vergl. Physiologie. Jena. G. Fischer, 1910, Bd. 2, Hälfte 1, S. 313.

infusorien die größte Verbreitung findet. Weder vermag jede Stelle der Oberfläche Nahrung aufzunehmen, noch gehört die zur Nahrungsaufnahme bestimmte Stelle überhaupt der Oberfläche an, sondern sie ist erst durch einen Kanal zugänglich (den Zellschlund), der frei nach außen mündet. Im Grunde oder an der Wand des Schlundes entspringt bei den in Frage stehenden Flagellaten das Geißelhaar, das die Nahrung in den Schlund treibt, an dessen Ende das (unter dem Schutze, den der Schlund gewährt) weichbleibende Protoplasma, die Partikel in Empfang nimmt. (Fig. 15, 1.)

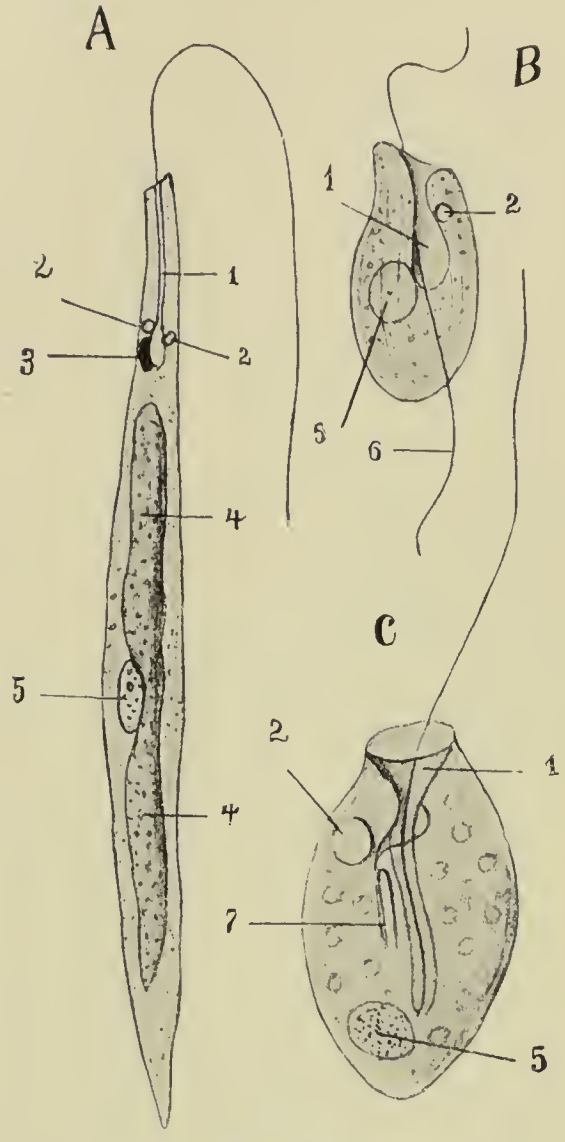


Fig. 15.

A Euglena elongata, B Marsupiogaster striata, C Urceolus cyclostomus. 1 Schlundeinsenkung, 2 pulsierende Vakuole, 3 roter Pigmentfleck, 4 Chromatophor, 5 Kern, 6 hintere Geißel, 7 Staborgan (A, B nach Schewiakoff, C nach Klebs aus Lang).

Klebs z. B. sah bei Tetramitus descissus wie das Tier mit Hilfe seiner Geißeln kleine Körperchen, Bakterien und dergleichen, gegen den hier muldenförmigen Mund trieb „und hier sanken sie sofort in das weiche Plasma ein“ (S. 326) [1]). Solch ein Zellmund findet sich bei den meisten Flagellatengruppen. Ausgenommen sind wohl nur die Monadina. Seltsamerweise besitzen auch die ganz nach Pflanzenart, sowie von gelösten Substanzen (saprophytisch) lebenden Euglenoidinen ebensogut einen Mund nebst Schlund, wie ihre auf tierische Art lebenden Verwandten. Die Öffnung mag hier der Entleerung der Exkrete dienen. Hexamitus und manche anderen Polymastigoda (Ord. der Euflagellaten) besitzen zwei Zellmünder (Klebs S. 334), die, erweiterungsfähig, beide Nahrung aufzunehmen vermögen. Unter den anderen Gruppen ist noch die Unterklasse der Cystoflagellaten, als mit wohlausgebildetem Munde versehen zu erwähnen. Er liegt im Grunde der für diese Tiere so charakteristischen Ventralfurche,

[1]) Klebs, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 25, 1893, S. 265. Bei gewissen Euglenoiden kann sich die Nahrungsaufnahme noch wesentlich komplizieren; doch können wir hierauf nicht eingehen (Peranema S. 368 mit „Staborganen“, die in der Nähe des Mundes stehen und beim Zerstückeln und Verschlucken der Beute mithelfen). Siehe auch Bütschli, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 30, 1878, S. 204 (auf S. 250). — Berliner, E. (Arch. Protistenk., Bd. 15, 1909, S. 297) beobachtet bei Copromonas major n. sp., daß Bakterien „in gerader Linie auf das Cytostom eines Tieres losschossen“ und in ihm verschwanden. „Diese Bewegung sieht bei dem Fehlen jeglicher Strömung, die etwa die Nahrung in den Mund hineinzieht, so zielbewußt aus, daß ich fast an einen Reiz denken möchte, der, vom Munde des Tieres ausgehend, die Bakterien anlockt.“ (S. 307).

hinter der, die Nahrung zuführenden „Bandgeißel“ und dem kleinen Flagellum[1]).

C. Schicksal der Nahrung im Flagellatenkörper.

In sehr vielen Fällen wurde beobachtet, daß die Nahrung in echte Vakuolen zu liegen kommt, doch soll, speziell bei den Heteromastigoden und Euglenoidinen (Bütschli in Bronn) auch Nahrung unmittelbar vom Plasma eingeschlossen werden können, ohne mit einem Flüssigkeitshof umgeben zu sein. Bei der eigentlichen Verdauung dürfte wohl auch hier ein Ferment vom Plasma ausgeschieden werden.

Burck[2]) beobachtet bei Choanoflagellaten (Codonosiga botrytis), daß im Momente des Eintritts der Nahrung in den Plasmakörper eine echte Vakuole entsteht, die „in der Regel mit ziemlicher Geschwindigkeit in das Innere der Zelle vordringt und eine starke Strömung im Protoplasma verursacht“ (S. 182). Bei diesen Strömungen verändern auch früher aufgenommene Nahrungskörper ihren Platz. Aber nur bei dieser und ähnlichen Gelegenheiten konnten Strömungen wahrgenommen werden.

Über Natur und Wirkungsweise des verdauenden Ferments ist nichts Nennenswertes bekannt. Am Vorhandensein von eiweiß- und stärkelösenden[3]) Säften werden wir nicht zweifeln dürfen.

A. J. Schilling (l. c.) beobachtet bei Gymnodinium hyalinum (Dinoflagellat) die Verdauung von Chlamydomonaden etc.: Einschmelzen der Beute zu formlosen Klumpen, intensive Bräunung des (grünen) Chlorophylls.

D. Die Kotabgabe.

Der Kot der Mastigamöbe Mastigella vitrea wird z. B. von ausgedauten Membranen von Algenfäden gebildet, die in Trümmern innerhalb der Vakuolen beisammen liegen. Über diesen Vakuolen wird die Hautschicht dünner und reißt schließlich ein[4]) (S. 102). Bei den Choanoflagellaten wird der Kot im Innern des Kragens abgegeben (Clark, Bütschli[5]) Codosiga[6]) botrytis, S. 224. C. Burck[2]) S. 183), dicht neben der Geißelbasis. Der auszuscheidende Körper in seiner Vakuole wird mit großer Geschwindigkeit nach dieser Stelle der Oberfläche befördert (Plasmaströmung). „Wenn die Vakuole am Boden des Kragens angelangt ist, erhebt sich das Plasma hügelartig. Die Vakuole platzt und der Inhalt wird entleert“ (Burck, Codonosiga, Salpingoeca). Bei der Monadine Spumella termo sieht Bütschli, daß die Kotvakuole bruchsackartig über die Körperoberfläche hervortritt und sich hier entleert, oder aber sich völlig abschnürt (S. 210)[7]).

---

[1]) Vollkommen fehlt der Mund den meisten völlig pflanzenartig lebenden Flagellaten (den Phytoflagellaten unter den Euflagellaten), dann der Unterklasse der Dinoflagellaten. Schilling (Ber. Deutsch. botan. Ges. Bd. 9, 1891) fand, daß Gymnodinium hyalinum, eine der wenigen Dinoflagellatenformen, bei denen tierische Ernährung beobachtet wurde, zur Nahrungsaufnahme in einen amöboiden Zustand übergeht (n. Lang).

[2]) Burck, Arch. Protistenk., Bd. 16, 1909, S. 169.

[3]) Dies gilt insbesondere für Protomonas amyli und Phyllomitus amylophagus etc., die vorwiegend von Stärke leben.

[4]) Goldschmidt, Richard, Arch. Protistenk. 1907, Suppl. 1, S. 83.

[5]) Bütschli, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 30, 1878, S. 204.

[6]) Codosiga = Codonosiga.

[7]) Anthophysa (Monadina) baut aus ihrem Kote die Stiele, auf denen die Tiere koloniewcise festsitzen: Verfütterte Farbstoffpartikel werden als Kot abgegeben und in den Stiel eingelagert (nach Bütschli in Bronn S. 683).

E. Zelleinschlüsse (Reserven, Assimilate).

Goldschmidt findet bei seiner Mastigella vitrea krystallinische Stäbchen, „Bakteroiden“ [1]), die er für Reserven hält, ohne das freilich beweisen zu können. Bei Mastigina setosa fehlen sie, dafür finden sich hier Fetttropfen als Reserve im Endoplasma.

Fisch fand bei Choanoflagellaten u. a. Öltropfen und Franzé „zahlreiche wenig lichtbrechende Kügelchen“, die er als „auskrystallisierte Reservesubstanzen“ beschreibt, die später aufgebraucht werden. Allein C. Burck konnte beide Angaben nicht bestätigen (l. c. S. 177) [2]). Bei Trypanosomen aus dem Blute des Frosches wurde neuerdings von Doflein [3]) Fett als Reservestoff gefunden. In enormen Mengen häuft sich das Fett aber erst dann an, wenn die Flagellaten künstlich in geeignetem Kulturmedium gezüchtet werden (Überernährung!). Der Reservestoff kann auch wieder verbraucht werden.

III. Infusoria (Ciliophora).

Der Ortsbewegung und in vielen Fällen der Nahrungsaufnahme, dienen zahlreiche kurze Wimperhaare (Cilien). Zellmund und Zellafter fehlen nur den Sauginfusorien (Suctorien), die ihre Beute mit Hülfe eigenartiger Röhrchen aussaugen, sowie den parasitischen Opalinen, die daher denn auch feste Nahrung nicht aufzunehmen vermögen: im Darm des Wirtes, mit verdauter Substanz umgeben lebend, absorbieren sie diese gleich einer Darmzelle. Die anderen Formen pflegen feste Nahrung aufzunehmen; die einen strudeln sich feine Partikel ein, hauptsächlich wiederum Bakterien, kleine Protozoen, Detritus etc., andere aber sind Räuber, welche größere Wesen (Infusorien etc.) verschlucken (Schlinger).

Viele Infusorien zeichnen sich durch grüne Färbung aus, die sie sog. Zoochlorellen (grünen einzelligen Algen, im Endoplasma) verdanken; es gilt für sie, was wir für die parasitären oder kommensalen Algen der Sarcodinen sagten: Es hat oftmals den Anschein, als ob das Infusor von der Alge Nutzen an Nahrung [4]) oder doch an Sauerstoff [5]) habe; allein erwiesen ist es nicht. Von vielen grünen Infusorien (Stentor polymorphus) ist es bekannt, daß sie sehr energisch auch auf gewöhnliche Weise Nahrung aufnehmen.

---

[1]) In Analogie mit ähnlichen Gebilden, z. B. bei Pelomyxa, die man daselbst aber für kommensale Bakterien hält (Gruber, Schaudinn).

[2]) Bei Euglena viridis fand J. Gottlieb (Ann. Chem. Pharmac., Bd. 75, 1850, S. 51) ein Kohlehydrat, das bei Kochen mit verdünnten Säuren einen gärungsfähigen Zucker liefert; es färbt sich nicht mit Jod, ist gegen verdünnte Säuren und Fermente sehr widerstandsfähig, löst sich in Kalilauge und ist aus dieser Lösung durch Salzsäure fällbar. Es wurde Paramylon genannt. Bütschli (Arch. Protistenk., Bd. 7, 1906, S. 197) fand Paramylonkörner auf den „Pyrenoiden“ (Teile des Chlorophyll-Assimilationsorganes) von Euglena granulata; mit gleichen Eigenschaften. Diese Substanz ist jedoch als Produkt rein pflanzlicher Assimilation zu betrachten, für uns also ohne besonderes Interesse. (Siehe auch Kutscher, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. 24, 1898, S. 360, Euglena sanguinea.) Zu beachten ist freilich, daß auch die chlorophyllfreie Euglenacee Astasia (Saprophyt, ohne je feste Nahrung aufzunehmen) Paramylon ablagern soll.

[3]) Doflein, F., Sitz. Ber. Ges. Morph. Physiol. München 1911.

[4]) Brandt, K., I. Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt., 1882, S. 125, II. Mitt. Zool. Stat., Neapel, Bd. 4, 1883, S. 191; Biol. Zentralbl., Bd. 1, 1881, S. 524; Entz, Geza, Biol. Zentralbl., Bd. 1, 1882, S. 646, Bd. 2, 1882, S. 451.

[5]) Engelmann, Th. W., Arch. ges. Physiol., Bd. 29, 1882, S. 387, Bd. 32, 1883, S. 80.

Auch unter den Wimperinfusorien gibt es zahlreiche Parasiten, denen meistens Tiere zum Wirte dienen. Wir erwähnen als menschliche Parasiten, Arten aus den Gattungen Balantidium, Nyctotherus. Opalina ranarum nannten wir schon oben. Soweit sie, wie Balantidium coli in der Darmhöhle des Wirtes leben, dürften sie im wesentlichen von dem Darminhalte zehren, aus dem sie, nach Art freilebender Infusorien, Partikel (Stärkekörner, Fett- und Schleimtröpfchen, Bakterien etc.) aufnehmen.

A. Die Nahrung bei den Schlingern.

Wir haben es hier mit Jägern zu tun, die ihre Beute aufsuchen. Ihr Körper ist mit einem gleichartigen Wimperkleid versehen, berufen dem Tiere die zur Jagd notwendige Bewegung zu erteilen. Sonst aber pflegt der Wimperbesatz bei der Nahrungsaufnahme in den meisten Fällen keine Rolle zu spielen. So vermissen wir in der Nähe des Mundes jene, für die Ernährung besonders gestalteten Wimpern oder Membranen, die wir bei den Strudlern kennen lernen werden. Nur etwas größer können die den Mund umstellenden Wimpern sein [2]). Wir fassen nach dieser, ihnen gemeinsamen Anordnung der Wimpern, die Schlinger unter der ersten Unterordnung „Gymnostomidae" der Holotricha zusammen [3]). Die wichtigste Nahrung dieser „Schlinger" sind, im Verhältnis zu ihrer eigenen Körpergröße, große Protozoen. So sah E. Maupas [4]) mehrere Coleps hirtus, ein Exemplar von Glaucoma pyriformis verschlingen (S. 356), ferner ein Exemplar von Coleps, das eine Stylonychia pustulata angriff, sich allerdings nur einen Teil der sich heftig wehrenden Beute aneignend. Daneben aber verschmäht dieser Räuber auch keineswegs „vegetabilische" Kost in Form von Bakterienzoogloeen, die in großen Mengen verschluckt werden. Viele Schlinger scheinen geradezu „Spezialisten" zu sein, d. h. sich, wenn auch nicht ausschließlich, so doch vorwiegend von einer einzigen Beuteart zu ernähren. So lebt Didinium nasutum fast ausschließlich von Paramäcium und greift nur im Hunger andere Infusorien an [5]). Und Trachelius ovum, der sich in großen Mengen auf Epistyliskolonien (Vorticellinen) einfand, nahm niemals andere Nahrung auf, als diese gestielt-festsitzenden Infusorien. Bei Abwesenheit dieser Beute mögen sie sich freilich an andere Nahrung halten [6]).

B. Fang und Aufnahme der Nahrung durch die Schlinger.

Der Mund der Schlinger zeichnet sich naturgemäß durch große Dehnbarkeit aus. In der Ruhe geschlossen (Unterordnung der „Gymnostomidae"), kann er sich über so beträchtliche Beuteobjekte hinwegstülpen, wie wir sie eben kennen lernten. Wir finden den Mund oft in eigenartiger Weise bewaffnet. Einfach liegen die Verhältnisse bei Coleps

[1]) Nach S. Comes (Arch. Protistenk., Bd. 15, 1909, S. 54) frisst Balantidium entozoon aus dem Enddarme von Rana esculenta, nur rote Blutkörperchen des Wirts.

[2]) Möglich, daß diese längeren Wimpern zu gelegentlichem Einstrudeln von feiner Nahrung verwandt werden (Bütschli).

[3]) Systematisches nach Lang. Vgl. Anat. A. 2. Jena, G. Fischer. 1901.

[4]) Maupas. Arch. Zool. expér. (2) T. 3, 1885, p. 337.

[5]) Mast, Biol. Bull. Vol. 16, 1909.

[6]) Hamburger C., Beiträge zur Kenntnis von Trachelius ovium Ehrbg. Inaug.-Diss. nat. math. Fak., Heidelberg 1903; Fabre-Domergue (Journ. Anat. Physiol. Paris. Ann. 27, 1901) hatte als Nahrung Diatomeen und Rotatorien angegeben, doch konnte C. Hamburger niemals derartige Nahrung in den T. bemerken.

hirtus, dessen Körperoberfläche einen feinen Panzer [1]) aufweist, der nach vorn zu, in eine Reihe zahnartiger Spitzen ausläuft, die den großen Mund umstellen. Der Mund nimmt nämlich die ganze Vorderspitze des Tieres ein. Coleps stürzt sich, sich um seine eigene Achse drehend, auf Glaucoma, packt die Beute mit den Zähnchen und schiebt sich, unter gewaltiger Erweiterung des Mundes sozusagen über sie [2]). Stürzen sich mehrere Exemplare von Coleps auf ein Beuteinfusor, so reißen sie Stücke aus seinem Körper (Fig. 16).

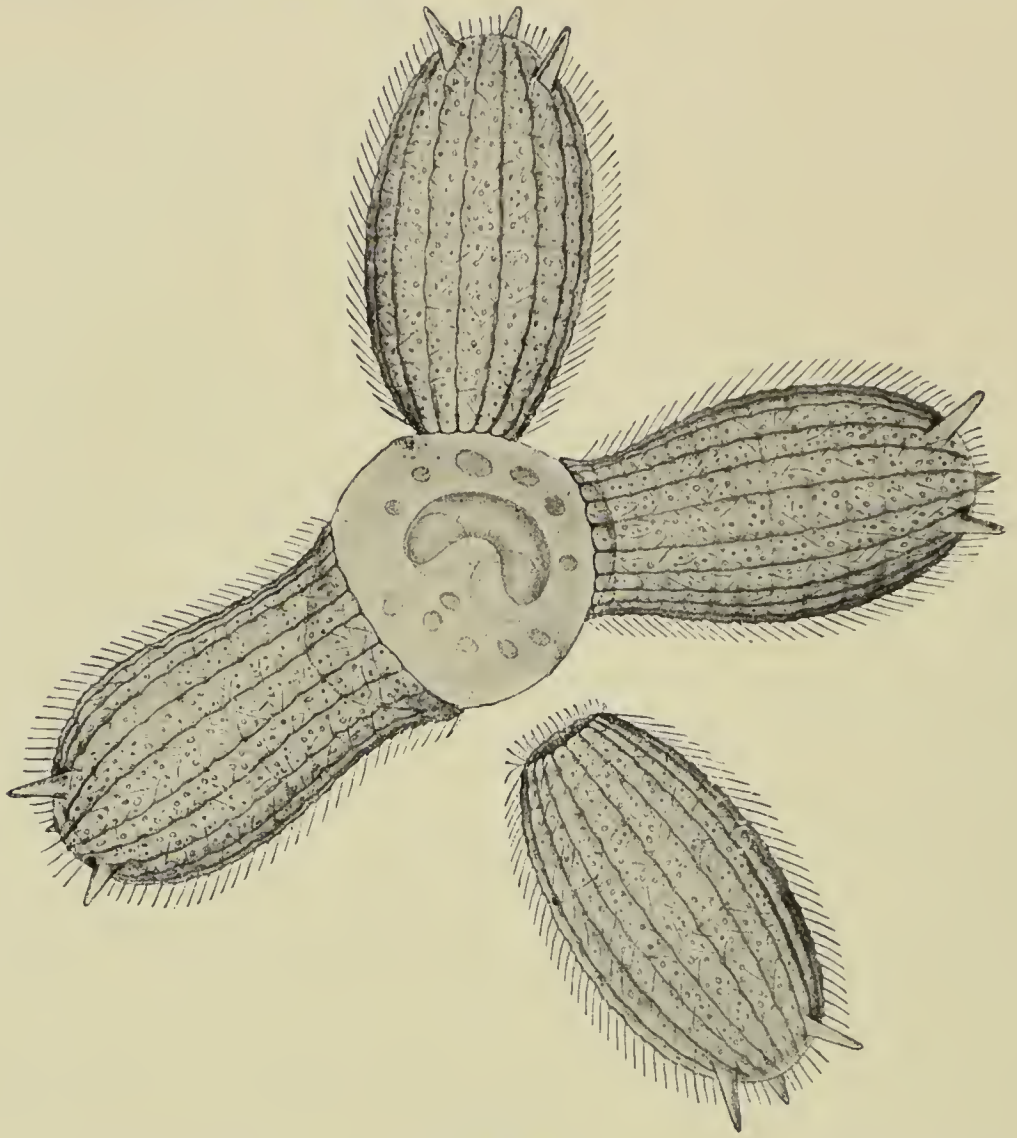


Fig. 16.

Vier Individuen von Coleps hirtus, ein Beuteobjekt aufnehmend (n. Verworn).

Häufiger als solche Mundbewaffnung durch Skelettbestandteile der äußeren Oberfläche, sind Apparate, die im Innern des Protoplasma in der Nähe des Mundes liegen. Es handelt sich vorab um Reusenapparate, d. h. um Manchetten relativ harter Plasmastäbe [3]), die nach hinten kon-

[1]) Maupas, l. c. p. 354. Der „Panzer" (und somit auch die Zähne) besteht sicher nicht aus mineralischen oder chitin- bzw. celluloseähnlichen Substanzen, sondern er löst sich in verdünnten Säuren und Alkali (Protoplasmamodifikationen?).

[2]) Die Mechanik dieses Vorganges ist unbekannt. Zuweilen sah man Schlinger wie Trachelinen die Beute gegen einen, Widerstand leistenden Gegenstand drängen, auch von Saugwirkung des sich öffnenden Mundes (und Schlundes) wird gesprochen (Bütschli in Bronn).

[3]) Sie zeigen ähnliches Verhalten wie das „Skelett" von Coleps.

vergieren und fein ausgezogen erscheinen. Das Lumen dieser Manchette stellt in der Regel einen hinten blindgeschlossenen Hohlraum, den Cytopharynx (Zellschlund) dar, doch kann dieser auch, wie bei Trachelius ovum (Fig. 18) durch einen Plasmapfropf ausgefüllt sein. Die Form der „Reuse" ist bei verschiedenen Arten verschieden, doch muß ich mich begnügen auf die Figuren 17 und 18 zu verweisen (Prorodon, Chlamydodon, Trachelius). Die Leistungen dieses Apparates sind nicht hinlänglich bekannt. Er ist einziehbar und kann vorgestoßen werden und mag beim Schlingen dem Munde als Stütze und außerdem bei der Erweiterung, als sich spreizendes Hebelsystem dienen. Die aufgenommene Nahrung wird auch wohl durch den Apparat, durch distalen Verschluß festgehalten

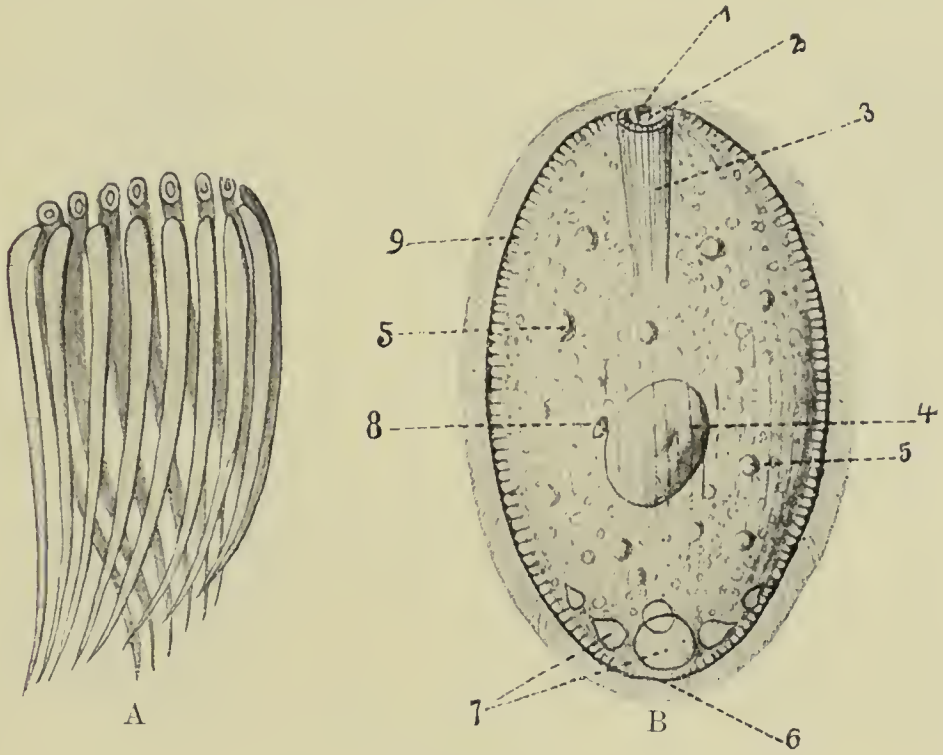


Fig. 17.

A Reusenapparat von Chlamydodon mnemosyne Stein, in seitlicher Ansicht (n. v. Erlanger). B Prorodon teres Ehrbg. von der Seite, Vergr. 520fach. 1 Zellmund, 2 Zellschlund, 3 Reuse, 4 Großkern, 5 Nahrungskörper, 6 After, 7 pulsierende Vakuole, 8 Kleinkern, 9 Pellicula (n. Schewiakoff, beide aus Lang).

was sicher dann von Bedeutung sein dürfte, wenn es darauf ankommt Vorticellenindividuen vom Stiele abzureißen, wie nach C. Hamburger[1]) Trachelius ovum es tut.

Wenn es gilt, schnellbewegliche Beute zu erjagen, so werden im Zellplasma Wurfgeschosse ausgebildet; Stäbchen, die zu Bündeln geordnet, im Plasma und in der Nähe des Mundes liegen, und auf die Beute abgeschossen werden können (Fig. 19). Euglenen, von den Trichiten von Enchelyodon getroffen, werden gelähmt und können dann verschluckt werden[2]). Ähnlich bemächtigt sich Didinium nasutum seiner Beuteparamäcien: „kaum halb so groß als Paramäcium, aber gebaut wie eine Spitzkugel, sich wie rasend um seine Längsachse drehend, kommt

[1]) Hamburger, C., Inaug.-Diss. nat. math. Fak., Heidelberg 1903. Leider gelang es der Verfasserin nicht, diesen Vorgang genau zu beobachten.

[2]) Bloehmann, F., Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers, Abt. 1, Protozoa Hamburg. Aufl. 2, 1895. S. 74.

das Didinium wie ein Pfeil dahergeschossen. Zwei mächtige Wimpersäume treiben den Räuber drehend vorwärts. Hart vor einem Paramäcium macht es Halt, indem es den einen Wimpersaum rückwärts schlagen läßt. Nun tastet es mit seiner spitzen Nase, in deren Mitte die Mundöffnung liegt, am Beutetier entlang. Plötzlich schießt er durch eine energische Kontraktion der Mundhöhle mit wunderbarer Geschwindigkeit ein Stilett heraus, das sich tief in den Körper von Paramäcium einbohrt. Vergeblich entlädt Paramäcium seine Trichocystenbatterien, der Stich des Feindes ist tödlich. Das Stilett besteht aus einem soliden plasmatischen Zylinder, in dessen Mitte sich ein Bündel spitzer Stäbchen befindet. Das Stilett tötet die Beute und verankert sich zugleich fest in

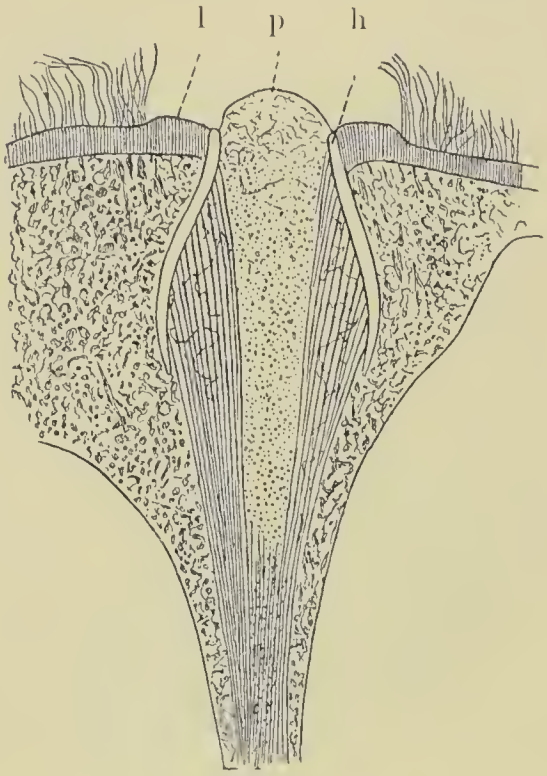


Fig. 18.

Trachelius ovum. Mund und Schlund im Längsschnitt, Mund geöffnet; ein Pfropf von Plasma (p) ragt aus seiner Öffnung vor, l der von Cilien freie Lippenwulst, h bildet den Mantel des Schlundes (nach Clara Hamburger aus Biedermann).

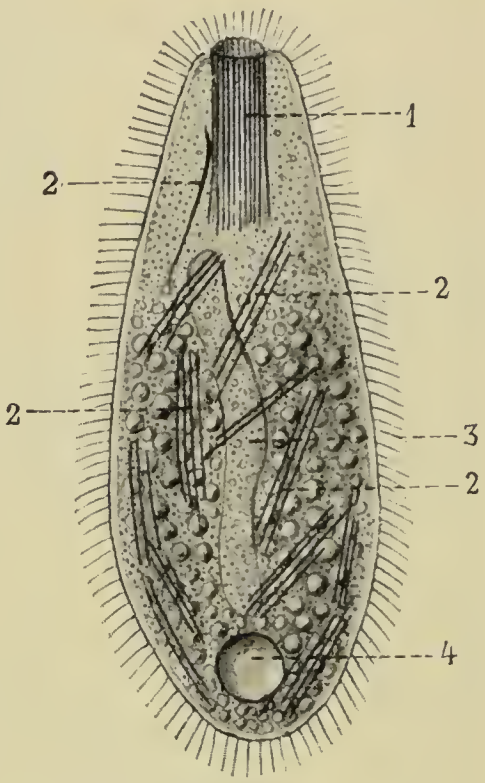


Fig. 19.

Enchelyodon farctus. 1 Trichitenbündel, 2 Trichiten, 3 Großkern, 4 puls. Vakuole (n. Blochmann aus Lang).

ihrem Innern. Dann wird es langsam zurückgezogen, die Mundöffnung erweitert sich zu einer geräumigen Höhle, in der das Paramäcium mit Haut und Haar verschwindet [1])".

Daß die Schlinger imstande sind ihre Nahrung auszuwählen, dürfte nach dem skizzierten Verhalten nicht zweifelhaft sein.

C. Nahrung, Nahrungsfang und Aufnahme bei den Strudlern.

Mit besonderem Wimper- oder Membranellenapparate strudeln sich die Tiere kleinere Nahrungskörper in den stets offenen Mund. Von diesem Munde aus, führt stets ein Kanal, Zellschlund genannt, die

[1]) v. Uexküll, J., Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin, J. Springer, 1909. S. 52. Vgl. Mast, S. O., Biol. Bull. Vol. 16, 1909, p. 91.

Nahrung dem Endoplasma zu. Bei den Vorticelliden, liegt der Mund selbst am Grunde einer Einsenkung der Körperoberfläche, die „Vestibulum" heißt.

Die Nahrung dieser Formen besteht wohl meist aus kleineren Objekten, Bakterien, Diatomeen, kleinen Flagellaten. So ist z. B. Paramäcium ein exquisiter Bakterienfresser. Doch würde man irren, wollte man annehmen, daß Strudler zur Aufnahme größerer Beuteobjekte gar nicht geeignet seien. Nach Asa Arthur Schäffer[1]) frißt Stentor coeruleus, neben Bakterien, auch Vertreter einer Anzahl größerer Protozoenaren: Amöben, Flagellaten (Euglena) und Infusorien (Paramäcium, Stylonychia, auch kleine Stentoren u. a. m.), nach Nierenstein (siehe unten), auch Rotatorien.

Nahrungsfang. 1. Das Aufsuchen der Nahrung. Wir können die Möglichkeit nicht bestreiten, daß eine Reihe von Strudlern, z. B. festsitzende, nichts tun, geeignete Nahrung aufzusuchen, sondern ganz auf den Nahrungsgehalt des sie umgebenden Wassers angewiesen sind. Allein sicherlich gibt es derartige Infusorien, die über Einrichtungen verfügen, die Nahrung aufzusuchen. So wird Paramäcium durch seine eigentümlichen Reaktionen auf schwache Säure gezwungen, Orte aufzusuchen, an denen infolge Ansammlung zahlreicher Bakterien eine reichlichere Kohlensäureproduktion stattfindet[2]): Zoogloeahaufen oder Kohlensäurebläschen ziehen in gleicher Weise Paramäcien (und einige andere Protozoen) an. Derartige Einrichtungen, die Nahrung aufzusuchen, sind keineswegs selten bei Protozoen; wir werden im dritten Bande eingehender hierauf zu sprechen kommen.

2. Die Auswahl (Annahme und Ablehnung) eingestrudelter Partikel. Daß eine strenge Auswahl unter den eingestrudelten Partikeln nicht getroffen wird, ergibt sich aus dem Umstande, daß man Strudler mit mancherlei Substanzen füttern kann, die als Nahrungsmittel nicht in Betracht kommen. Man kann Paramäcien z. B. mit Carminpulver füttern, und nach Schäffer (l. c.) nimmt Stentor coeruleus vielerlei unnütze Partikel auf: Carmin, pulverisierte Holzkohle, ja gelegentlich pulverisiertes Glas und feinen Sand. Doch wäre es falsch, hieraus auf absolutes Wahlunvermögen schließen zu wollen. Es fragt sich nämlich, was steht den Tieren überhaupt an Nahrung zur Verfügung. Befinden sich im Wasser nur nutzlose Partikel, so werden sie aufgenommen, zumal, wenn das Tier im Hungerzustande sich befinden. Stehen ihm aber reichlich nahrhafte Partikel zur Verfügung, so werden nicht nur diese von nutzlosen, sondern sogar gewisse bevorzugte Organismen (Euglena etc.) von anderen (z. B. Trachelomonas hispida) unterschieden, derart, daß alles Nutzlose oder die weniger erwünschten Tierarten nur selten aufgenommen werden. Die Cilien der zum Munde führenden Einsenkung kehren, wenn in diese Einsenkung Unnützes gelangt ist, ihre Schlagrichtung um, den unerwünschten Eindringling entfernend, während z. B. ein gleichzeitig eingedrungener Nahrungskörper aufgenommen wird. Seltsamerweise scheint nicht so sehr die chemische Beschaffenheit als der Berührungsreiz, den jene kleinen Teile auf die Fangorgane von Stentor ausüben, diese Reaktionen zu veranlassen. —

[1]) Journ. exper. Zool. Vol. 8, 1910, p. 839.

[2]) Jennings, H. S., Journ. Physiol., London, Vol. 21, 1897, p. 258; Americ. Journ. Psychol., Vol. 6, 1902; Behaviour of lower Animals 1906. Deutsche Übersetzung von Mangold. Leipzig, Teubner 1910, S. 97.

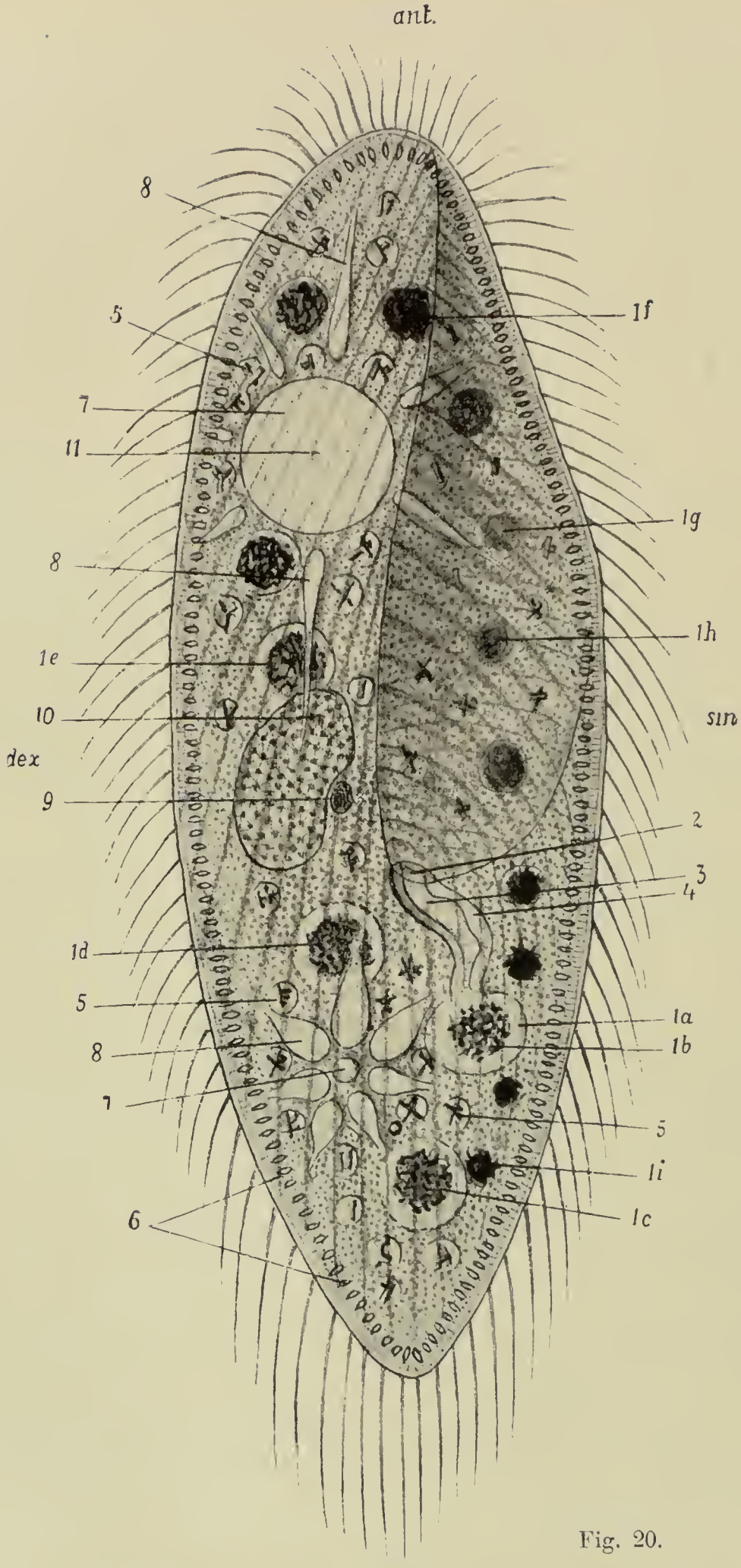


Fig. 20.

Paramaecium caudatum Ehrbg. Kombinierte Figur. Der Körper von der Bauchseite gesehen. ant = vorn, post = hinten, sin = links, dex = rechts, 1 die aufgenommene Nahrung (Bakterien), 1a Wasservakuole, die sich eben aus dem durch den Cytopharynx hinein gestrudelten Wasser gebildet hat und welche ein Häufchen (1b) eben hinein gestrudelte Bakterien einschließt. 1c, 1d, 1e, 1f Nahrungsvakuolen in Cyclose begriffen, 1g, 1h, zu Kotvakuolen gewordene Nahrungsvakuolen über dem Peristom, 1i Exkrementballen nahe dem After, 2 Cytostoma, 3 undulierende Membran im Cytopharynx, 4 Cytopharynx, 5 Exkretkörner in Exkretvakuolen, 6 Trichecysten, 7 pulsierende Vakuole, 8 Bildungsvakuolen, 9 Mikronukleus, 10 Makronukleus, 11 Porus der pulsierenden Vakuole (aus Lang).

3. Die Strudelapparate. Das Einstrudeln der Nahrung. Die Strudelapparate der einzelnen Infusorienformen weisen eine überwältigende Mannigfaltigkeit auf, auf deren Darstellung wir verzichten müssen (vgl. Lang, Vgl. Anat. d. Wirbellosen, Protozoa. A. 2. S. 139 ff.). Einige Beispiele mögen genügen.

Paramaecium (caudatum)[1]) (Fig. 20). Der Mund liegt in einer Einsenkung, dem Peristomfeld. Vom Mund nach hinten führt ein S-förmig gebogener Pharynx in das Innere des Zellleibes. Der Mund liegt hier nicht am Vorderende des Tieres, sondern etwas hinter die Mitte der Körperlänge verschoben. Die Körperseite, auf der er liegt, heißt „Bauchfläche". „Die feinen Nahrungspartikelchen werden durch die Cilienbewegung des Peristomfeldes dem Mund zugeführt und in den Schlund hineingetrieben. Von der dorsalen Wand des Schlundes ragt in seinen Hohlraum vor, ein überaus zartes, protoplasmatisches Häutchen, welches undulierende Bewegungen ausführt, es ist die undulierende Membran". Durch deren normalerweise nie unterbrochene Bewegung werden die Nahrungspartikelchen in den Grund des Zellschlundes befördert, wo unter Vakuolenbildung ihr Eintritt in das Zellplasma erfolgt. Dieser Vorgang, der bei den verschiedenen Strudlern einigermaßen gleichartig zu verlaufen scheint, soll weiter unten, für alle gemeinsam, kurz behandelt werden.

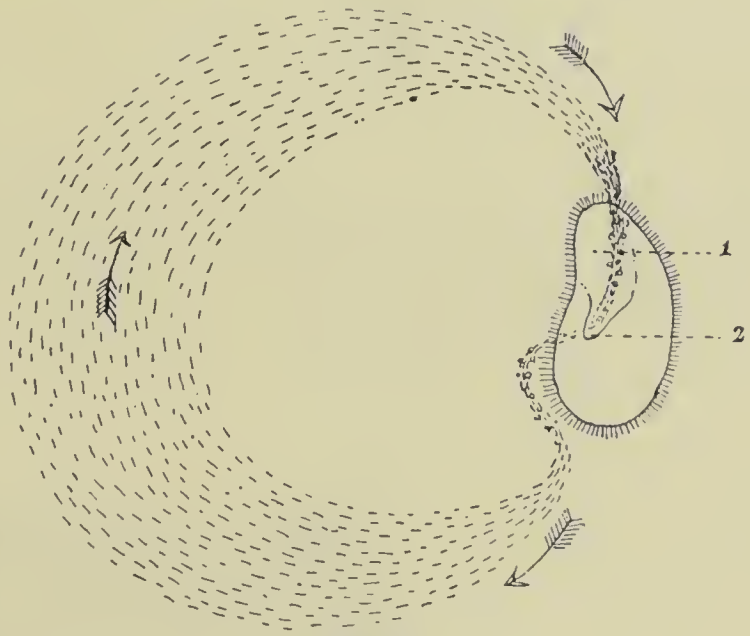


Fig. 21.

Paramaecium bursaria. Vergr. 165fach. 4 Peristom, 2 Stelle des Zellmundes. Siehe Text (nach Maupas aus Lang).

Eigentümlich ist der, durch die Peristomfeldcilien erzeugte Strudel im Wasser, derart, daß die Teilchen, welche den Mundeingang verfehlten, ihm im Wirbel aufs neue zugeführt werden (Fig. 21). Der Wirbel zeigt auch, auf einen wie großen Umkreis die Cilien ihren Einfluß erstrecken. Je größer aber die Wassermenge ist, die gezwungen wird, in der Zeiteinheit ihren Partikelgehalt an den Mund abzugeben, um so zweckmäßiger die ganze Einrichtung. In diesem Sinne sehr zweckmäßig ist der Strudelapparat bei den festsitzenden Vorticelliden (Fig. 22, 23). Man denke sich eine Glocke, die mit dem Teile, an dem man eine Glocke aufzuhängen pflegt, an einem Stiele festsitzt, am entgegengesetzten Ende aber nicht einer Glocke gleich, offen, sondern durch eine Fläche, die „Wimperscheibe" geschlossen ist. Am Rande der Scheibe findet sich die Einsenkung, die zum Munde führt, hier Vestibulum genannt. Das Vestibulum ist mit Cilien und undulierender Membran versehen, auf es folgt Mund und Ösophagus. Den Nahrungsstrudel aber besorgt eine aus doppelter Cilienreihe gebildete

[1]) Lang, Vergl. Anat., Protoz. (A. 2), S. 55 ff. Jena, G. Fischer. 1901.

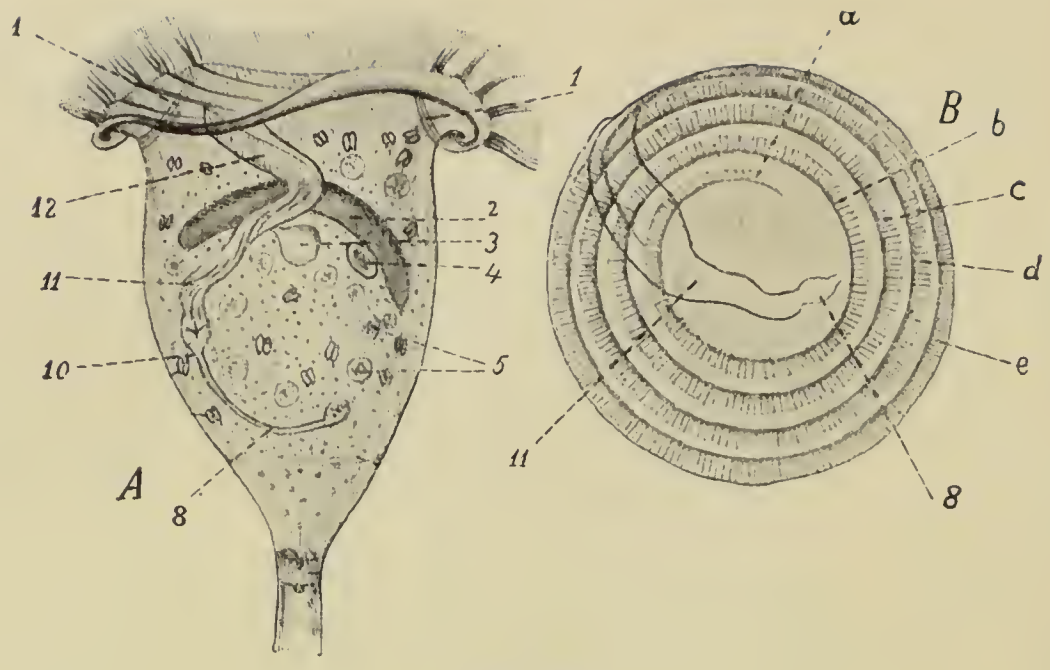


Fig. 22.

Epistylis umbrellaria L. A Individuum einer Kolonie mit voll entfaltetem Peristom. B Ansicht der Peristomscheibe, schematisch um den Verlauf der Windungen a, b, c, d, e der adoralen Membranellenzone zu zeigen. 1 Die zur Retraktion der Peristomscheibe dienenden Myoneme, 2 Großkern, 3 puls. Vakuole, 4 Kleinkern, 5 Nahrungsvakuole, 8 Zellschlund, 10 Zellmund, 11 Vestibulum, 12 undulierende Membran im Vestibulum (aus Lang).

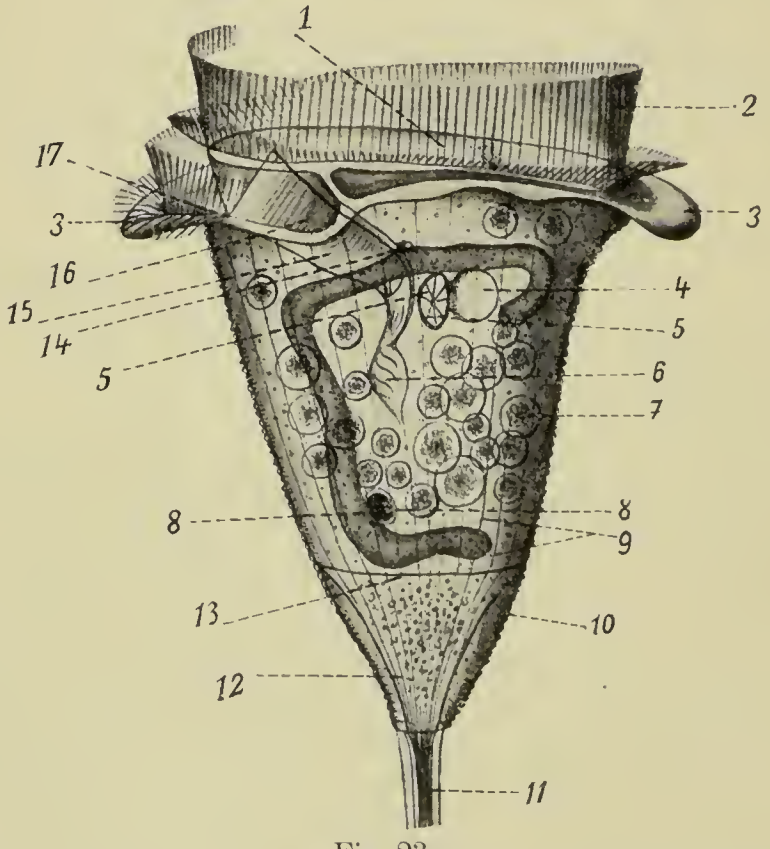


Fig 23.

Carchesium polypinum L. 1 Wimperscheibe, 2 adorale Zone von 2 Reihen von Cilien, die bei 17 endigt, 3 entfalteter Peristomrand, 4 puls. Vakuole, 5 deren Reservoir, 6 Zellschlund, 7 Nahrungsvakuole, 14 After, 15 Vestibulum, 16 undulierende Membran (aus Lang).

Spirale, welche in einem bis mehreren Umgängen den Rand der Scheibe umgibt, und alle Partikel, welche die Scheibe berühren, dem Vestibulum zuführt. Daß in der Zeiteinheit mehr Partikel die große Scheibe treffen werden als den kleinen Mund ist verständlich, und ein entsprechend großer Mund würde des Schutzes entbehren. Scheibe und Wimperspirale wirken wie ein Trichter. Nach M. Greenwood[1]) staut sich in Vestibulum und

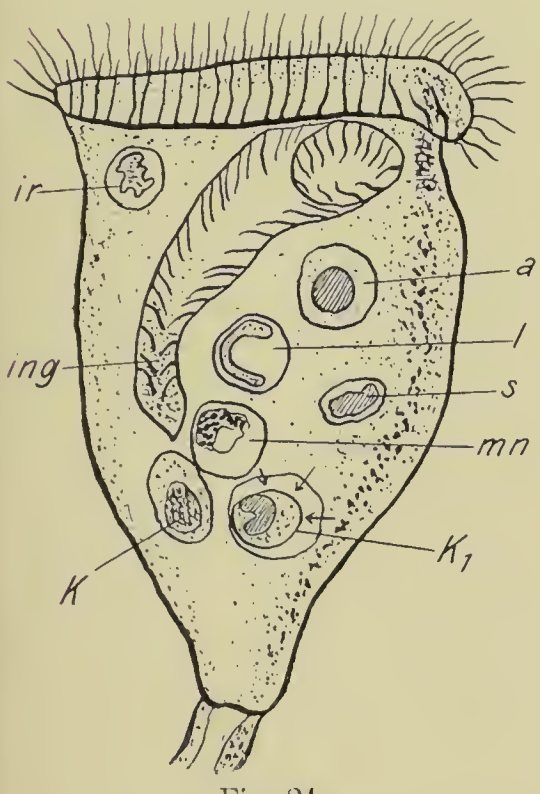


Fig. 24.

Carchesium polypinum (Schema nach Greenwood). Zur Demonstration der Partikelanreicherung (Eiereiweiß und Tusche) im Zellschlund bei ing. Die übrigen Buchstaben bezeichnen Nahrungsvakuolen.

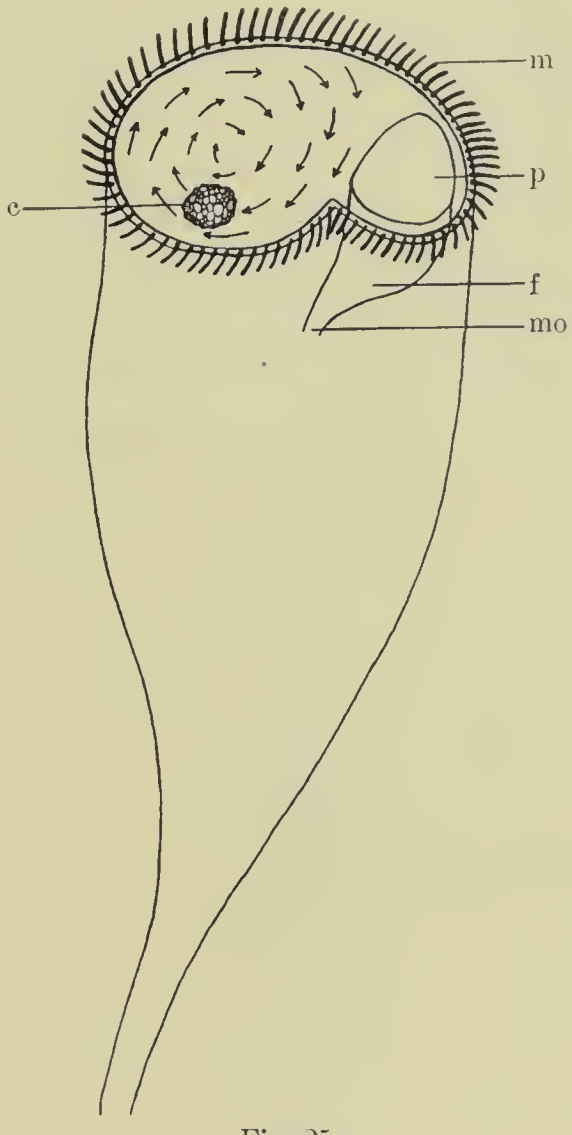


Fig 25.

Stentor coeruleus (Schema nach Schäffer). c Haufen von Karminkörnern, die von den Cilien in der Richtung der Pfeile bewegt werden (Beseitigung nutzloser Partikel), m adorale Membranellen, p „Peristomtasche", f Zellschlund, mo dessen Mündung.

Pharynx das Wasser, und während an ihm die Cilien wenig Widerstand finden, drängen sie die festen Partikel im Pharynx zusammen (Fig. 24): Der hier sich bildende Partikelhaufen mit relativ wenig Wasser wird als Vakuole aufgenommen. Eine eigentliche Auswahl findet, wie oben gesagt, nicht statt. Allein große Partikel werden von den bewegenden Organen wieder nach außen geschleudert. Große Fäden (Algen) machen eine Ausnahme; sie werden entweder von den Wimpern zerrissen oder der Faden

[1]) Greenwood, Phil. Trans. R. Soc., London, Vol. 185, 1894, p. 355.

wird vom Plasma ergriffen und aufgerollt wie beim Nahrungsimport durch Amoeba verrucosa[1]) (Carchesium polypinum). Jene Anreicherung des Pharynxinhaltes an Nährpartikeln wird offenbar dadurch bedingt, daß diese nicht nur einem Wasserstrom folgen, sondern von den Cilien unmittelbar dem Munde zu bewegt werden. Diese unmittelbare Bewegung durch Cilien scheint (bei Stentor), wenigstens für größere Partikel die Regel zu sein[2]). Darauf beruht ja auch die Möglichkeit, daß einzelne unnütze Körperchen, die sich schon in der „Peristomtasche" befinden, von deren Cilien, durch Umkehrung der Schlagrichtung nach außen befördert werden. Sind große Mengen unnützer Partikel im Wasser („Carminwolken"), so kann das Tier entweder den Eingang des Vestibulum abschließen, oder aber die Cilien der „Stirnscheibe" (siehe Fig. 25) verändern ihre Schlagrichtung, wirbeln die Körnchen auf der Scheibe im Kreise umher, sie zusammenballend, die Ballen aber werden entfernt (Schäffer, S. 849). Im Gegensatze z. B. zu Paramäcium, das nur kleine Partikel aufnehmen kann, hat Stentor erweiterungsfähigen Mund und Pharynx. Daß Stentor auch größere Beute aufnimmt, erwähnten wir.

D. Die Nahrungsaufnahme bei den Suctorien.

Ganz kurz sei hier auf die Suctorien hingewiesen, Formen, die ohne einen Mund zu besitzen, mit Hilfe von Saugröhrchen die Beute (meist Ciliaten, aber auch Amöben (Plate)) „aussaugen". Die Beute bleibt entweder an dem geknöpften, oder mit beweglichem fingerförmigen Fortsatz versehenen Ende der Saugtentakel hängen (wohl durch Vermittlung eines Klebstoffes), oder sie wird (Epheloten) von besonderen Greiftentakeln gefaßt und durch deren Verkürzung in den Bereich der Saugtentakel gebracht. Es wird behauptet, daß bei manchen Formen, Beute nicht nur gefangen, sondern auch durch Gift getötet wird (schnelles Absterben der Beute): doch ist dies keinesfalls eine allgemeine Erscheinung. „Kurz nachdem die Tentakel an die Beute angelegt wurden, sieht man deren Endoplasmen in einem rascheren oder langsameren Strome durch den Tentakelkanal ins Innere der Suctorien fließen" (Bütschli).

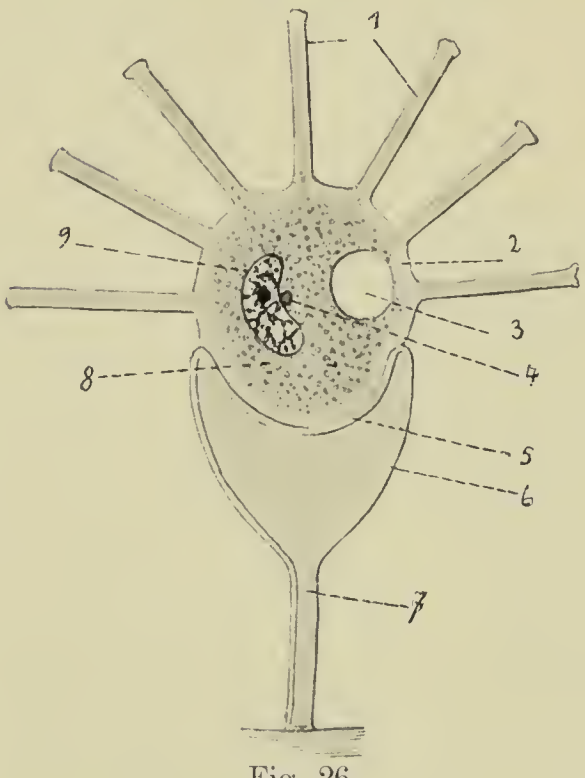


Fig. 26.

Schema eines Suctoriums. 1 Saugröhrchen (sie sind in Wirklichkeit im Verhältnis zum Zellleib nie so dick) 2 Ektoplasma, 3 puls. Vakuole, 4 Kleinkern, 5—7 Gehäuse, 8 Endoplasma, 9 Großkern (nach Lang).

[1]) Ähnliches Aufrollen von Fäden kommt nach Gruber (Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B., Bd. 7, 1879; Bütschli i. Bronn); auch bei Sehlingern wie Nassula, Chilodon etc. vor.

[2]) Schäffer, Journ. exper. Zool., Vol. 8, 1910, p. 839. Die Nahrungsaufnahme des sich zeitweise festsetzenden Stentor ist derjenigen von Vorticelliden nicht unähnlich. Auch hier treiben die Cilien eines Wimperfeldes („Stirnscheibe"), die Nahrung in eine „Peristomtasche".

Die Mechanik dieses „Saugens“ ist im allgemeinen unbekannt [1]).

Plate [2]) (S. 147 ff.) fand, daß die Saugröhrchen z. B. von Asellicola digitata, mit je einer fingerartigen Spitze enden, die in das Hauptrohr eingezogen werden können. Auch dieses ist einziehbar. Kleine Beute, die an den klebrigen Armen festklebt, soll durch „Pumpbewegungen der Tentakelchen (Finger), große Beute, nach Einziehen des Fingers und eines Teiles des Saugrohres durch Pumpbewegungen dieses Organs ausgesogen werden. In beiden Fällen handelt es sich um rhythmische Bewegungen in der Richtung der Längsachse. Wie sie solch energische Saugwirkung ausüben können, ist freilich noch nicht geklärt (Bütschli). Die Reste der Beute werden von der klebrigen Armspitze oft mit Mühe entfernt (Fig. 27).

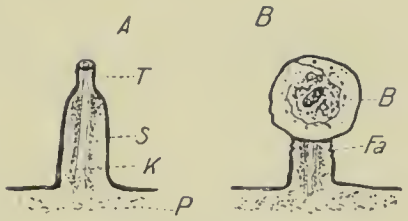


Fig. 27.

A Ausgestrecktes Saugrohr von Asellicola digitata. B Ein solches nach Einziehen des Tentakelchens und des vorderen Teils des Saugrohrs, beim Aussaugen eines großen Beuteobjektes. T Tentakelchen, S Saugrohr, K flüssigkeiterfüllter Kanal (ohne besondere Wandung), P Zellplasma, B Beute, Fa Falten, die bei den Pumpbewegungen entstehen (n. Plate).

E. Bildung der Nahrungsvakuole bei Infusorien.

Man hat früher geglaubt, daß die Nahrungsvakuole dadurch entsteht, daß das Wasser oder die Beute durch Wirkung des Wimperschlages, das Endoplasma zurückdrängt und es aushöhlt, um schließlich das Ende des Pharynx verlassend, in das Endoplasma einzutreten. E. Nierenstein [3]) hat aber gezeigt, daß das Endoplasma durch Eigenbewegung (Zug) an der inneren Pharynxmündung sich einbuchtet und hierdurch den Inhalt des Zellschlundes einzieht. Für die Schlinger hatte Bütschli (Bronn) diesen Vorgang, als eine Art Saugakt schon früher angenommen. Nierenstein zeigt das nämliche für Strudler (Paramäcium, Colpidium, Stentor): Der Cytopharynx ragt, das Ectoplasma durchsetzend, ins Endoplasma (Lang). In diesem bildet sich durch Zug eine halbhohlkugelige Ausbuchtung, deren Oberfläche durch ein Häutchen (Vakuolenhäutchen), einer vielleicht durch die Berührung mit dem Wasser bedingten Differenzierung des Endoplasma, ausgekleidet ist. Es erfolgt Eintritt des Wassers mit den Nahrungspartikeln. Die Zugwirkung hört aber nicht auf, sondern bedingt es, daß die Vakuole sich nach hinten zuspitzt (Fig. 28). Nun zieht sich das, die Schlundmündung umgebende Endoplasma derart zu-

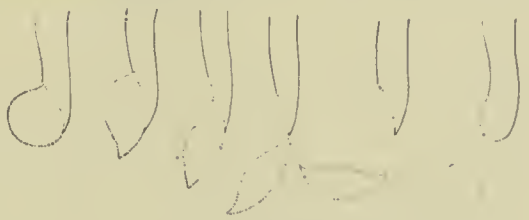


Fig. 28.

Paramaecium. 6 Phasen der Vakuolenbildung (n. Nierenstein).

[1]) Bütschli in Bronn. Vgl. auch Plate, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 43, 1886; Martin, Quart. Journ. micr. Sc. N. S., Vol. 53, 1909, p. 351, 629. Filipjev, J., Arch. Protistenk., Bd. 21, 1911, S. 117 (auf S. 126) Tocophrya quadripartita. Ein Abtöten der Beute (Paramaecium) findet nicht statt. Der Vorgang des Pumpens konnte nicht erklärt werden. Angaben über das Schicksal des Beuteplasmas im Snetor.

[2]) Plate, Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog., Bd. 3, 1889, S. 135. Ähnliche Vorgänge (pumpen) nehmen auch Hertwig und Maupas an.

[3]) Nierenstein, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 5, 1905, S. 434.

sammen, daß die Vakuole von der Schlundmündung abgedrückt wird, so daß nun die Vakuolenhaut das ganze Gebilde umgibt und die (meist wieder kugelige) Vakuole frei im Endoplasma zu liegen kommt[1]). Ihre weiteren Schicksale lernen wir sogleich kennen. Die Menge des mit dem Nahrungskörper eingeschlossenen Wassers ist verschieden: Schlinger pflegen kein Wasser mit zu verschlucken; hier kann man erst dann von einer „Vakuole" sprechen, wenn der verdauende Saft ausgeschieden worden ist. Strudler nehmen meistens Wasser mit auf, ja sie können ausschließliche Wasservakuolen bilden. Stentor coeruleus kann nach Schlinger- wie Strudlerart, d. h. ohne oder mit Wasser, seine Nahrung aufnehmen.

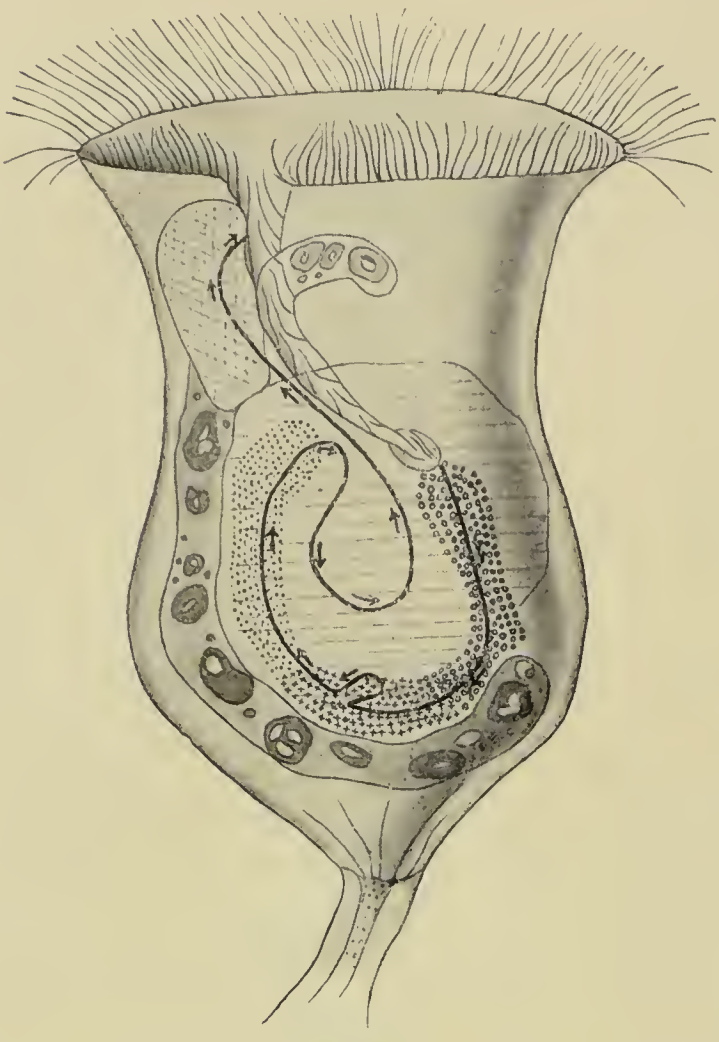


Fig. 29.

Carchesium polypinum. Schema des Weges den die aufgenommene Nahrung nimmt (Siehe Text) (n. Greenwood aus Verworn).

Bei Carchesium polypinum dauert die Bildung einer Vakuole 25 bis 40 Sekunden (Greenwood). Nach Abschnürung wird unmittelbar eine zweite gebildet, so daß schließlich Vakuolen in großer Zahl entstehen können (Greenwood zählt bis 100 in einem einzigen Tiere).

F. Weitere Schicksale der Vakuole.

(Carchesium, Paramaecium, Colpidium).

Die Vakuole tritt nach ihrer Abschnürung im Innern des Infusorienkörpers eine Wanderung an, „Cyklose" genannt, in deren Verlauf ihr Inhalt eine Reihe von eigentümlichen Veränderungen erleidet. Bei Carchesium[2]) wandert die Vakuole dem „Apex" (Anheftungsstelle des Stiels am Körper) zu (Fig. 29 kleine Kreischen) und kommt in der Konkavität des gekrümmten, wurstförmigen Kerns eine Zeitlang zur Ruhe (Kreuzchen). Hier findet nun der erste wichtige Prozeß im Innern statt, den wir sogleich als Aggregation kennen lernen. Die veränderten Vakuolen wandern nunmehr in bestimmter Richtung (Punkte in der Fig. 29) weiter und verteilen sich dann im Endoplasma (wagerecht schraffiert). Während

[1]) Nach E. Fauré-Fremiet (C. R. Soc. Biol., T. 58, 1905, p. 601) soll diese Vakuolenmembran so fest sein, daß man sie isolieren kann.

[2]) Greenwood, M., Phil. Trans. R. Soc., London, Vol. 185, 1894, p. 355.

dieser letzten Phase findet Verdauung statt, oder die Nahrung kann, nach Beseitigung jeder Flüssigkeit, stundenlang gespeichert werden. Wie wir sehen werden, verläßt der Vakuoleninhalt als Kot (kreuzweise schraffiert) das Endoplasma.

Bei einer Reihe von Infusorien sind Plasmaströmungen beschrieben worden (vgl. Bütschli in Bronn) und es dürfte keinem Zweifel unterliegen, daß diese Strömungen ganz oder teilweise zum Transport der Nahrungsvakuolen benutzt werden, so daß (bei Paramaecium) mehr oder weniger bestimmt gerichtete Cyklosen zustande kommen [1]). —

G. Die Vorgänge in der Vakuole.

1. „Vorbereitung zur Verdauung: Die „Aggregation".

Sobald die Vakuole ihre Wanderung angetreten hat (Paramaecium, Colpidium), bei Carchesium aber, wenn sie in der Kernbucht zum ersten Mal für einige Sekunden zur Ruhe gekommen ist, geht mit ihrem Inhalte folgende Veränderung vor sich: die wirr verteilten Partikel ballen sich zu einem kugeligen Haufen zusammen, der nun von einer partikelfreien Flüssigkeit umgeben erscheint [2]). Zugleich hören alle zuvor, bei den Bakterien allenfalls beobachteten Eigenbewegungen auf. Der Inhalt der Vakuole zeigt um diese Zeit — wenn man Farbstoffe verfüttert hatte — deutlich saure Reaktion. Endlich schwindet die mitgeschluckte Wassermenge (durch Absorption), so daß die Vakuole nennenswert an Volum einbüßt. — Großes Gewicht ist auf die Abscheidung freier Mineralsäure zu legen, denn eine solche ließ sich z. B. durch Kongorot mit Sicherheit feststellen (auch durch andere geeignete Indikatoren wie Alizarinsulfat, Dimethylamidoazobenzol, Methylorange, Tropäolin OO). Nierenstein schätzt einen Mineralsäuregehalt, der einer Salzsäure von 0,018—0,03% gleichkommt (Paramaecium). Allein diese Säure hat mit der Verdauung selbst nichts zu schaffen. Sie ist lediglich in einer ersten Periode nachzuweisen, in der nach übereinstimmender Angabe von Greenwood und Saunders [3]) und Nierenstein (l. c.) keinerlei Verdauung stattfindet. Wie

---

[1]) H. Wallengreen (Zeitschr. allg. Physiol., Bd. 1, 1902 (1901), S. 67) beschreibt bei Paramäcium diese Ströme (S. 78) als einen linken von hinten nach vorn gehenden, und einen rechten Gegenstrom. Nach E. Nierenstein (ibid. Bd. 5, 1905, S. 434) benutzen die Nahrungsvakuolen diese Ströme nur teilweise. Die Cyklose zeigt hier einige Besonderheiten, die im Original einzusehen sind. Die volle Umlaufszeit der Ströme dauert nur wenige Minuten. Die Nahrungsballen aber pflegen öfters einige Zeit in der hinter dem Kern gelegenen Partie zu verweilen.

[2]) Greenwood, M., l. c., Carchesium. Ähnlich bei Paramäcium und Colpidium, Nierenstein, l. c. Die Mechanik der Aggregation ist unbekannt. Möglicherweise spielt hierbei eine, in die Vakuole abgeschiedene, schleimartige Substanz („Vakuolenschleim"), oder aber eine Membran eine Rolle, von der Nierenstein sah, daß sie bei Colpidium colpoda, um den Nahrungsballen abgeschieden, sich mehr und mehr um ihn zusammenzog. Bei Paramäcium war diese Hülle nur selten nachzuweisen.

[3]) Greenwood, M. und Saunders, Journ. Physiol., London, Vol. 16, 1894, p. 441. Eine ganze Anzahl von Autoren haben die saure Reaktion der Infusorien- (Paramäcien-) Vakuolen nachgewiesen, ohne freilich zu erkennen, daß diese Reaktion mit der Verdauung nichts zu tun hat. Ja, S. Metalnikoff (Bull. Acad. Sc., St. Pétersbourg (5) T. 19, 1903, p. 187) glaubt aus der Reaktion mit Bestimmtheit auf ein peptisches Ferment schließen zu können. Doch ist vor allem durch Nierensteins Versuche, der verfütterte Dotterkörner sich erst nach Eintritt alkalischer Reaktion überhaupt verändern sah, diese Annahme völlig widerlegt. Neuerdings kommt auch A. Khainsky (Biol. Zentralbl., Bd. 30, 1910, S. 267. — Arch. Protistenkunde, Bd. 21, 1911, S. 1) bezüglich der Säureabscheidung, und deren Bedeutung für die Abtötung der aufgenommenen Organismen, zu ganz ähnlichen Ergebnissen (Paramaec. caudatum). Vgl. auch Costamagna, S., Atti Acad. Sc., Torino Cl. Sc. fis. nat., Vol. 34,

bei den Rhizopoden werden wir auch hier annehmen müssen, daß die freie Mineralsäure dazu dient, die aufgenommene Nahrung, soweit sie noch lebt, abzutöten, und wir hörten, daß ja auch in den zusammengeballten Nahrungsmassen jedes nachweisliche Leben erlischt. Nierenstein hält zwar die abgeschiedene Säuremenge für außerstande, Bakterien abzutöten, doch dürfte sie „für das Zustandekommen der bakteriziden Wirkung eines toxischen Körpers notwendig sein". Zu Beginn der ersten Verdauungsperiode wird in die Vakuole ein Schleim abgeschieden (Colpidium), der die aggregierten Nahrungsmassen umgibt. Er und nur er zeigt bei vitaler Neutralrotfärbung stark saure Eigenschaften. Nierenstein hält den Schleim denn auch für den Träger der sauren Eigenschaft des Vakuoleninhaltes.

2. Die Verdauung in der Vakuole.

Haben die soeben beschriebenen Vorgänge ihr Ende erreicht, dann kommt in der Regel eine kürzere oder längere Ruhezeit, während welcher die Nahrung ohne Flüssigkeitshof im Endoplasma liegt. Dann erst kommt die eigentliche Verdauungsperiode: Um die Nahrung wird Flüssigkeit abgeschieden, so daß die Nahrungsvakuole nunmehr einen größeren Umfang aufweist, als selbst unmittelbar nach der Aufnahme. Die saure Reaktion macht ausgesprochener Alkalinität Platz (Greenwood und Saunders, Nierenstein[1]) l. l. c. c.) und nun läßt sich Zerfall der Nahrung nachweisen, der sicher auf Rechnung des vom Endoplasma abgeschiedenen, alkalischen Verdauungssaftes zu setzen ist. Greenwood[2]) beobachtete bei Carchesium und Khainsky (l. c.) bei Paramaecium solchen Zerfall, oder doch das Kleinerwerden (Greenwood) der Nahrungsmasse. Nierenstein[3]) sah bei Paramaecium und Colpidium an Bakterien zwar keinerlei Veränderungen, zweifelt aber um so weniger an deren teilweiser Verdauung, als z. B. Dotterkörner in Vakuolen von Paramaecium fast völlig gelöst werden[4]). Der Verdauungsprozeß beginnt im Zentrum des Nahrungsballens und schreitet nach der Peripherie zu fort (auch Prowazek). Die Dauer der Auflösung von Dotterkörnern beträgt 15—60 Minuten. Das Chlorophyll grüner Algen wird innerhalb der Vakuole von Infusorien nicht verändert. Hingegen wird der blaugrüne Farbstoff der Oscillarien von Nassula ornata verändert, derart, daß er rot erscheint, um dann aber. ungelöst, als rote Flocken abgegeben zu werden (Fabre-Domergue S. 13)[5]).

1898, p. 1035 (= 767); Prowazek, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 63, 1897, S. 187; Wallengreen, l. c. S. 80. (Die saure Reaktion tritt beim Passieren des Kerns seitens der Vakuole, also wohl unter dessen Einfluß auf.) — Engelmann, Metschnikoff, Le Dantec u. a. m.

[1]) Khainsky (Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 267, Arch. Protistenk., Bd. 21, 1911, S. 1) kommt, mit Hilfe besonderer Vitalfärbungen (hauptsächlich mit Neutralrot) zu ganz abweichenden Resultaten: Auch während der Verdauung herrscht saure Reaktion vor. Sie schwindet erst, wenn die Protcolyse ihr Ende erreicht. Die Verdauung setzt unmittelbar nach Aggregation und Wasserverlust der Vakuole ein. Später erst nimmt die Flüssigkeitsmenge in ihr wieder zu.

[2]) Greenwood, C., Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 185, 1894, p. 355.

[3]) Nierenstein, Zeitschr. allg. Physiol., Bd. 5, 1905, S. 434.

[4]) Fabre-Domergue (Ann. Sc. nat. Zool., T. 5, 1888, p. 1) beobachtet den Zerfall des Inhaltes von Nahrungsvakuolen bei Stylonychia mytilus und Stentor polymorphus bei normaler Ernährung und Fütterung mit gepulvertem Casein.

[5]) Comes, S., (Arch. Protistenk., Bd. 15, 1909, S. 54) gibt eine ausführliche Beschreibung von der Verdauung roter Blutkörperchen in Balantidium entozoon, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Es sei nur erwähnt, daß Comes glaubt, das Vorhandensein eines besonderen Ferments für das Stroma und eines solchen für die Kerne der Froscherythrocyten nachgewiesen zu haben.

3. Der verdauende Saft.

a) Das eiweißlösende Ferment. Während Maupas[1]) noch 1883 der Ansicht war, daß das Plasma der Beute ohne jede „Chymifikation" (Verdauung) sich ohne weiteres mit dem Plasma des Wimperinfusors mische, wissen wir heute durch mehrere Beobachter, daß die Dinge im Prinzip bei den Ciliaten (und anderen Protozoen) auch nicht anders liegen, als in der übrigen Tierwelt: Die gefressenen Substanzen müssen durch ein Ferment gelöst, in gelöstem Zustande aus dem Inneren der Vakuole heraus resorbiert werden. Von der Lösung hörten wir schon einiges: Einmal den Zerfall der Nahrungskörper und das Schwinden der Vakuolen, sodann die Tatsache, daß das anzunehmende Ferment nur in alkalischem Medium wirksam, daher wohl sicherlich den trypsinartigen Fermenten (soweit seine Wirkung auf Eiweiß in Betracht kommt), zuzurechnen sei. Um Gewißheit über die Eigenschaft der Fermente zu erhalten, arbeiten F. Mesnil und H. Mouton[2]) mit Extrakten aus einer großen Zahl, durch ihr galvanotaktisches Verhalten isolierter Paramäcien (P. aurelia): 1 ccm Extrakt zu 1 ccm neutraler Gelatine von 10% gesetzt, macht diese nach einer Einwirkungszeit von 12—24 Stunden bei 40°, ungerinnbar. (Das bakterienhaltige Wasser, dem die P. entnommen wurden, hat keine analoge Wirkung.) Fibrin, welches vorher 2 Stunden lang auf 38° erhitzt wurde, vermag der Extrakt nur sehr langsam zu lösen (in einem Monat bei 35°). Das Reaktionsoptimum des Extrakts ist Neutralität gegen Lackmus, ohne daß doch schwach saure oder alkalische Reaktion die Wirkung ausschlösse. Gegen saure Reaktion ist der Saft viel empfindlicher (die Wirkungsintensität sinkt viel schneller), als gegen alkalische. Durch Erhitzen wird das Ferment zerstört.

b) Die Verdauung von Kohlehydraten. Nach den vorliegenden Untersuchungen müssen wir zwar ein Vermögen, Stärke zu verdauen, bei den Infusorien annehmen, allein um eine energische Stärkelösung handelt es sich hierbei nicht. Auf alle Fälle dürften die meisten Infusorien in der Regel von reiner Eiweißnahrung leben. So zählt A. A. Schäffer[3]) Körner von Kartoffelstärke unter den Substanzen auf, die überhaupt nur gelegentlich aufgenommen werden, niemals aber als Nahrung dienen können (Stentor coeruleus). Wie Schäffer es auch versuchte, die Stärke zu verfüttern (z. B. Kartoffel- oder Weizenstärke in Lösungen von Liebigs Fleischextrakt), stets erfolgte Umkehr des Cilienschlages, die Stärke wurde abgewiesen (S. 89).

Andere Infusorien, die ja oft ein viel geringeres Nahrungswahlvermögen zeigen als Stentor, nehmen Stärkekörner in großen Mengen auf, geben aber den größten Teil dieser Körner unverändert als Kot ab (Fabre-Domergue[4]) bei Paramäcium). Trotzdem aber lassen sich an vielen Körnern Veränderungen nachweisen, die auf Verdauung schließen lassen. Färbte der Autor nämlich seine stärkegefütterten Paramäcien mit Jod, so wurden zwar die Nahrungsballen tiefblau, erschienen aber von einer roten Zone umgeben, deren Färbung der Anwesenheit von Erythrodextrin zugeschrieben wurde. Aber auch an Körnern selbst ließen sich Veränderungen nachweisen. Manche zeigten mit Jod rote Färbung, und waren so klein, daß sie als Reste verdauter Stärkekörner anzusehen

[1]) Maupas, Arch. Zool. expér. 1883, auf p. 604 nach Fabre-Domergue.
[2]) Mesnil, F. und H. Mouton, C. R. Soc. Biol. Paris T. 55, 1903, p. 1016.
[3]) Schäffer, A. A., Journ. exper. Zool. Vol. 8, 1910, p. 839.
[4]) Fabre-Domergue, Ann. Sc. nat. Zool. T. 5, 1888, p. 1 (p. 126).

waren. Eine Größenabnahme konnte Fabre-Domergue auch an Stärkekörnern wahrnehmen, die er Stylonychia mytilus und Crytostomum leucas verfüttert hatte. Aber zu einer weitgehenden Verdauung der Körner kam es nicht. M. Meißner [1]), dem es im Gegensatz zu Schäffer gelungen war, Stentoren zur Stärkeaufnahme zu bringen (sie gingen aber auch meist nach 48 Stunden zugrunde), konnte Korrosion und rotviolette Färbung mit Jod an den Körnern nachweisen. Besser gelang dies noch bei Climacostomum virens (Korrosion, rotviolett bis weinrote Jodfärbung der Stärke, später Lösung), wenn man den Tieren jegliche andere Nahrung, als Stärke, entzog. Bei Vorticella nebulifera kam es nach 24 Stunden auch zum Schwinden der Rotfärbung mit Jod. — Cellulose (Membranen von Micrococcus prodigiosus) wird nicht verdaut (Paramäcium) [2]).

c) Fettverdauung. Außer Nierenstein[3]) ist es keinem Autor gelungen, auch nur einen Anhaltspunkt für Fettverdauungsvermögen bei Infusorien zu gewinnen. Stentor nimmt Fett überhaupt nicht auf (Meißner). In den Nahrungsvakuolen von Climacostomum virens bleibt es unverändert. Paramäcium nimmt nach Fabre-Domergue (l. c. S. 128) Fettkügelchen aus verdünnter Milch in großer Menge auf, fängt aber schon nach $^1/_2$ Stunde an, die Fetttropfen, scheinbar unverändert, wieder als Kot abzugeben. Osmiumfärbung zeigt schwarze Vakuolen, aber völlig helles Plasma des Ciliaten. Freilich hält Fabre-Domergue damit das Unvermögen, Fett zu verdauen, nicht für erwiesen. Und Nierenstein[4]) sah — wie wir hörten — die Lösung (gelber) Dotterkörner, die neben Eiweiß, Fett enthalten, von dessen Vorhandensein und späterem Schwinden er sich durch Färbung mit Sudan überzeugte; und zwar findet diese Fettverdauung nur in der gleichen Periode statt, wie die Eiweißverdauung, nämlich in der alkalischen [4]). Auch für Milch- und Ölemulsionen macht Nierenstein die Verdauung in der Vakuole von Paramaecium caudatum wahrscheinlich. Nach Verfütterung dieser Stoffe nimmt das Fett (Reservefett) im Endoplasma zu. Daß das Fett vor dieser Ablagerung aber, zum Zwecke der Absorption verdaut werden muß, und ein Eindringen emulgierter Fetttröpfchen ausgeschlossen ist, zeigt er auf verschiedene Weise; z. B. nach Verfütterung gefärbten Fettes erscheint dieses im Endoplasma stets ungefärbt (S. 147).

H. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

Prowazek [5]) setzt dem Wasser, in dem Paramäcien leben, eine schwache Lösung von Neutralrot zu; er findet dann am Rande einer sich eben bildenden Nahrungsvakuole eine schwach rötlich gefärbte zarte Zone auftreten, die aus sehr feinen Körnchen zu bestehen scheint,

[1]) Meissner, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 46, 1888, S. 498; Biol. Zentralbl. Bd. 8, 1888, S. 545.

[2]) Fabre-Domergue, Ann. Se. nat. Zool. T. 5, 1888, p. 1 (p. 131). Siehe aueh Peters, Amos, W., und Opal Burres, Studies on Enzymes II The Diastatie Enzyme of Paramaeeium in Relation to the Killing Conecntration of Copper sulfate. Journ. biol. Chem. Vol. 6, 1909, p. 65.

[3]) Nierenstein, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 10, 1909, S. 137 und l. e., ibid. Bd. 5, 1905, S. 434.

[4]) Neuerdings findet hingegen Witold Staniewiez (Bull. intern. Aead. Se. Craeovie, 1910, Cl. Se. math. nat. Sér. B, Sem. 1, p. 199), daß aufgenommenes Fett nieht zersetzt wird (Paramaeeium eaudatum, Stentor roeselii). Er widersprieht den einzelnen Beweisführungen Nierensteins.

[5]) Prowazek, S., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 63, 1897, S. 187.

welche immer deutlicher werden. Prowazek glaubt diese Körnchen als „Träger des Ferments“ auffassen zu dürfen, und daß er damit (gegen einige andere Autoren) das Richtige getroffen hat, zeigen die Untersuchungen Nierensteins (l. c.) (Paramäcium, Colpidium). Dieser Autor beobachtet nämlich, wie die Körner in die Vakuole eindringen, aufquellen und sich schließlich im Vakuoleninhalt lösen. Hand in Hand mit dieser Auflösung, macht die saure Reaktion der uns bekannten alkalischen Platz, so daß kaum daran gezweifelt werden kann, daß die Körner, indem sie sich lösen, den alkalischen verdauenden Saft liefern. (Vergleiche hiermit aber die Meinung von Costamagna und Khainsky, Abschnitt J und Fußnote 3 und 4.)

Wallengren fand, daß die saure Reaktion in dem Momente in den Vakuolen einsetzt, in welchem diese auf ihrer Cyklose in die Nähe des Kernes kommen. Ähnliches hörten wir von Carchesium (saure Reaktion, wenn die Nahrung in der Kurve des Macronucleus zur Ruhe kommt, Greenwood). Comes (l. c.) macht den Macronucleus von Balantidium entozoon für die Sekretion desjenigen Saftes verantwortlich, der die Kerne der Froscherythrozyten zu lösen vermag. Die Kerne werden stets in der Nachbarschaft des Großkerns von Balantidium verdaut (S. 72). So hat man verschiedentlich auf einen Einfluß geschlossen, der dem Kern auf die Sekretionserscheinungen zuzuschreiben sei[1]).

J. Über Absorption und unmittelbare weitere Schicksale der Nahrung ist nichts bekannt. Es sei daran erinnert, (siehe Einleitung) daß nach P. Enriques[2]) die Oberfläche der Opalina ranarum, die ja bei diesem mundlosen Darmparasiten zugleich die absorbierende Oberfläche ist, ausgesprochen semipermeable Eigenschaft Kochsalz gegenüber an den Tag legt. Es gelten also offenbar für die Absorption von Opalina die nämlichen Probleme wie für jede andere Absorption. Die Annahme Costamagnas[3]), auch Khainskys[4]), daß die, im Endoplasma verbreiteten Körner identisch seien mit denjenigen, die sich, wie sie glauben, in den Vakuolen aus der Nahrung bilden, dürfte als Beitrag zur Beantwortung der Frage nach dem weiteren Schicksal der Nahrung, solange nicht zu verwerten sein, bis Nierenstein nicht überzeugend widerlegt worden ist[3, 4]).

K. Kot und Kotabgabe.

Was der Verdauung widerstehend, in der Vakuole zurückbleibt, wird als Kot durch einen vorgebildeten Zellafter ausgestoßen. Nach

[1]) Wallengren, Zeitschr. Allg. Physiol. Bd. 1, 1902, S. 67 (S. 80). Siehe auch A. Štole, Arch. Entw.-Mech. Bd. 29, 1910, S. 152, der fand, daß kernlose Individuen oder Stücke von Amoeba proteus zwar Nahrung aufnehmen, aber nicht lebende Substanz aufbauen können (auch Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 1, 1902, S. 208).

[2]) Enriques, P., Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 11, Sem. 1, 1902, p. 340.

[3]) Costamagna, Atti Accad. Sc. Torino Cl. Sc. fis. mat. nat. Vol. 34, 1898, p. 1035 (= 767). Möglicherweise handelt es sich hierbei um die Sekretgranula, die, wie wir hörten, gerade umgekehrt aus dem Plasma in die Vakuole dringen (Costamagna zitiert Prowazek). Diese Deutung C.'s dürfte nach der 1905 erschienenen Arbeit Nierensteins nicht mehr haltbar sein.

[4]) Khainsky, A., Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 267. Arch. Protistenk. Bd. 21, 1911, S. 1. Er zeigt, daß Nierensteins Granula (im Endoplasma) weder sauer noch alkalisch sind. Folglich könnten sie „nicht Träger des sauren oder alkalischen Ferments sein.“ Dieser Schluß vom Ferment auf das Zymogen, scheint mir nicht zwingend zu sein. Khainsky glaubt (ähnlich wie Costamagna), daß die Körnchen oder Tröpfchen, die sich durch die Verdauungsvorgänge in der Vakuole bilden, die Vakuolenwand unmittelbar durchsetzen, und ins Endoplasma gelangen. (Paramaecium caudatum, l. c. 1911, S. 45).

Fabre-Domergue[1]) (S. 130) wird der Kot noch in der Vakuole von einer fadenziehenden, schleimartigen Substanz umgeben (Stylonychia, Stentor etc.).

Die Kotvakuolen sind naturgemäß klein. Über ihre Abgabe ist Besonderes nicht zu sagen. Bei Carchesium gelangen sie durch den Zellafter ins Vestibulum und werden durch dessen Bewegungsorganellen entfernt. Bei den meisten anderen Arten liegt der Zellafter hinten. Einen von hinten sich einstülpenden Kanal, der auch als Ausführgang der kontraktilen Vakuole dient, beschreibt Blochmann[2]) als Zellafter, bei der von ihm beschriebenen Coenomorphina henrici (Heterotricha). Unnütze Stoffe werden schon in kurzer Zeit abgegeben. Paramäcium gibt z. B. aufgenommene Fetttropfen schon nach ¼ Stunde von sich (Fabre-Domergue[1]) S. 128). S. Metalnikoff[3]) füttert Paramäcium mit Alizarin um 1 Uhr 35 M n. Um 2 Uhr 03 Min. wird die erste von 5 Vakuolen ausgeschieden. (1 Uhr 45 Min. etwa beginnt die alkalische Periode, 1 Uhr 55 Min. aber erst sind alle Vakuolen alkalisch. 2 Uhr 10Min. ist nur noch eine Vakuole vorhanden.)

L. Reserven und ihre Bildung.

Im Körper zahlreicher Infusorien (Paramäcium, Vorticella, Bursaria, Opalina) wurde von mehreren Autoren mit Jod Glykogen nachgewiesen[4]). Barfurth[4]) extrahierte das Glykogen bei Kulturen von Glaucoma scintillans und identifizierte es mit Jod und durch Hydrolyse mit Salzsäure (Zuckernachweis). Bei Sporozoen (i. sp. Coccidium), einer Gruppe, mit der wir uns im einzelnen nicht beschäftigen, fanden A. Brault und M. Loeper[5]) ebenfalls Glykogen. Bei den Gregarinen gelang es, ein Kohlehydrat als Reserve nachzuweisen, das dem Glykogen in seinem Verhalten (z. B. gegen Jod) ähnlich, mit ihm aber nicht identisch ist: Paraglykogen (Maupas[4]), Bütschli[6]). Paraglykogen fand sich auch bei (parasitären) Ciliaten: Nyctotherus und Balantidium. Fabre-Domergue[7]) gibt an, bei Glaucoma pyriformis Paramylon gefunden zu haben.

Fetttropfen sind bei Infusorien öfters beobachtet worden. Daß es sich hierbei um einen Reservestoff handelt, hat neuerdings E. Nierenstein[8]) gezeigt. Es gelang ihm durch geeignete Ernährung die Zahl der Fetttropfen bei Paramaecium caudatum sehr wesentlich zu vermehren[9]). Bei dem geringen Verdauungsvermögen für Fett, das man, wenn überhaupt, bei Infusorien nachweisen kann, ist die Annahme, daß

---

[1]) Fabre-Domergue, Ann. Sc. nat. Zool. T. 5, 1888, p. 1.

[2]) Blochmann, F., Biol. Zentralbl. Bd. 14, 1894, S. 82 (spez. S. 91).

[3]) Metalnikoff, S., Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg (5) T. 19, 1903, p. 187.

[4]) Certes, C. R. Acad. Sc. Paris T. 90, 1880, p. 77; Maupas, C. R. Acad. Sc. Paris T. 101, 1885, p. 1504; Barfurth, Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885.

[5]) Brault und Loeper, Journ. Physiol. Path. gén. Paris T. 6, 1904, p. 720.

[6]) Bütschli, Zeitschr. Biol. Bd. 21, 1885, S. 603. (Mit Speichel behandelt, bildet das Paraglykogen keine reduzierende Substanz, oder doch nur Spuren. Bei langem Kochen mit verdünnter Schwefelsäure übrigens wohl.

[7]) Fabre-Domergue, Ann. Sc. nat. Zool. T. 5, 1888, p. 1 (p. 134).

[8]) Nierenstein, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 10, 1909, S. 137. Starke Fettanhäufung beobachtete Rössle bei Infusorien (z. B. Paramäcium) die in Serum (Überernährung) gezüchtet wurden (nach Doflein, Morph. Physiol. Ges. München, 1911).

[9]) Vgl. auch Fauré-Fremiet, Emm., C. R. Soc. Biol. T. 57, 1904, p. 390. (Fettbildung bei Vorticellinen).

das Fett zum Teil aus anderen verdauten Substanzen gebildet wird, naheliegend. Nierenstein erzielte Fettvermehrung bei Fütterung mit Reisstärke und Eiweiß. Wir hörten aber schon, daß nach Nierenstein auch Fette, wie Öl, verdaut und als Reserve abgelagert werden können. Das nämliche gilt für Seifen, ob man Glyzerin, zur Neutralfettbildung hinzufügt, oder nicht: Stets wird Neutralfett gebildet. W. Staniewicz[1]), der Fettverdauung in Abrede stellt, meint, daß es sich bei dem Reservefett nur um eine Neubildung aus Eiweiß und Kohlehydraten handle (z. T. auch bei Paramäcium caudatum).

Was wird von den Reserven im Hunger benutzt? Nierenstein (siehe S. 98 Fußnote 8) brachte das Reservefett seiner Paramäcien im Hunger zum Schwinden. Fabre-Domergue (l. c.) hielt das parasitische Balantidium in Kroneckerscher Lösung, also unter Nahrungsabschluß und fand, daß das Paraglykogen schnell abnimmt. Andererseits beobachtete Fabre-Domergue (l c. S. 133), daß das von ihm bei Glaucoma pyriformis beschriebene „Paramylon" bei Luftabschluß schwindet.

Sind einmal die Reserven verbraucht, wobei die Tiere schon nennenswert an Größe einbüßen, dann leben die Infusorien (Paramäcium, Colpidium) nur noch von ihrem Endoplasma, das dann stark mit Flüssigkeitsvakuolen durchsetzt erscheint und wobei die Tiere wieder stark anschwellen. Erst zuletzt wird das Ektoplasma in Angriff genommen [2]), nach 8—10 Tagen Hungerns, während der Tod etwa nach 14 Tagen eintritt (Paramäcium, doch sind die individuellen Verschiedenheiten beträchtlich). Füttert man die Paramäcien nun wieder, so schwinden die Hungervakuolen, die Tiere werden wieder schlank, neues Endoplasma mit seinen Körnchen bildet sich. Die volle Regeneration dauert 3—4 Tage [3]). —

Die Schwämme (Spongien oder Poriferen).

Man hat sich daran gewöhnt, die Schwämme als eine Art Zwischenstufe zwischen Proto- und Metazoen zu betrachten. Auf der einen Seite kennen wir Protozoenverbände, sog. Kolonien, die gar nicht selten scheinbar zu einem Individuum vereint zu sein scheinen. Auch brauchen die Einzelindividuen solch einer Kolonie einander keineswegs gleich zu sein, weder an Form noch an Leistung. Man denke an Volvox, bei dem eine große Anzahl Individuen zu einer kugelförmigen Kolonie vereinigt sind (Fig. 30). Während nun die meisten von ihnen für (pflanzliche) Ernährung und Ortsbewegung (nach Art der Flagellaten) zu sorgen haben, liegen andere der Fortpflanzung ob. Auf der anderen Seite haben wir die echten Metazoen, auch ein Vielfaches („Kolonie") von Zellindividuen. Aber abgesehen von der weitergehenden Spezialisierung der Zellen, die aus Maschinen Maschinenräder macht, sind alle diese Individuen durch mannigfache Einrichtungen, deren wichtigste das Nervensystem ist, zu gemeinsamer Arbeit, mit gegenseitiger Regulation gezwungen. So wird mehr und mehr die Einzelzellleistung zu einer Teilfunktion, die nur

[1]) Staniewicz, Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, 1910, Cl. Sc. math. nat. Sér. B, Sem. 1, p. 199.

[2]) Die formändernde Rolle übertriebener Ernährung beschreibt bei Vorticella microstoma E. Fauré-Fremiet, C. R. Soc. Biol. Paris T. 59, 1905, S. 424.

[3]) Wallengren, Hans, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 1, 1902, S. 67. NB. Colpidium fährt auch im Hunger fort (leere) Flüssigkeitsvakuolen zu bilden, Paramäcium nicht. Siehe auch Khainsky, A., Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 217 (Bestätigung).

im Zusammenhang des Ganzen einen Sinn hat. Sehen wir uns die Spongien an, so ergibt sich, daß sie einmal ein Vielfaches von Zellindividuen sind, die an Spezialisierung schon weit über all dasjenige hinausgehen, was wir bei Protozoen kennen. Andererseits aber wahren die Schwammzellen viel weitergehend ihre Individualität, als die Zellen eigentlicher Metazoen[1]). Mit großer

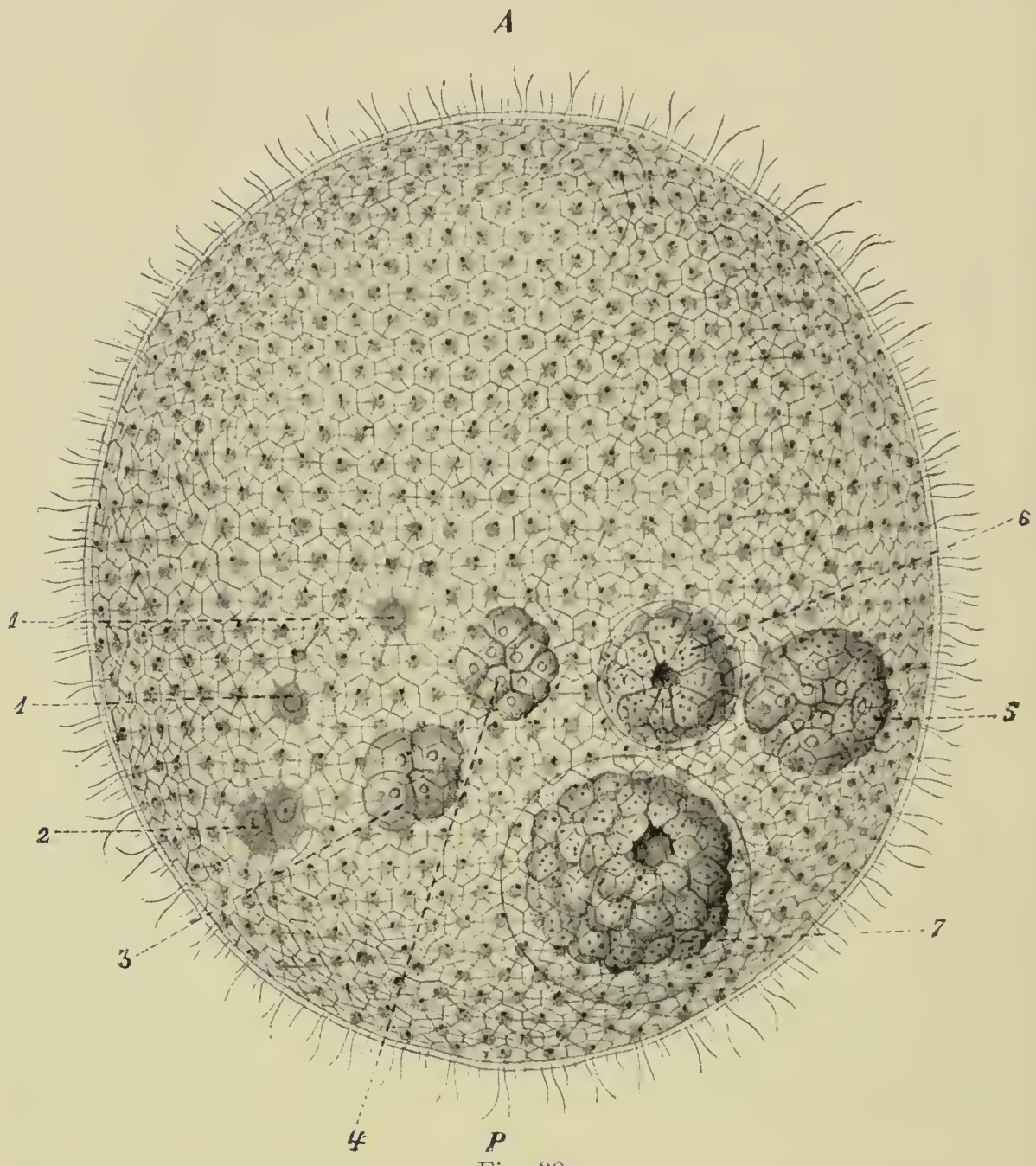


Fig. 30.

Volvox globator, ungeschlechtliche Kolonie. 1—7 „Parthenogonidien" auf verschiedenen Entwicklungstadien (ungeschlechtliche Fortpflanzung). Die übrigen Individuen dienen der Ernährung und Ortsbewegung (n. Lang).

Wahrscheinlichkeit gilt das Gesagte für die niedrigen Schwämme (Kalkschwämme). Bei den höheren ist man sich zwar über ein Fehlen jeden Nervensystems einig[2]), doch werden wir bei ihnen ein viel kompendiöseres Zusammenarbeiten der Zellen kennen lernen, als bei den primitiven Formen.

[1]) Ähnliches gilt vielleicht auch für die sog. Mesozoen, z. B. Trichoplax adhaerens (F. E. Schulze).

[2]) Ausgenommen ist v. Lendenfeld, dessen Ansicht wir kennen lernen werden, wenn wir uns mit dem Nervensystem etc. der Wirbellosen befassen.

A. Allgemeine Organisation der Schwämme.

Die Grundform der Schwämme ist der Schlauch, der an einem Ende festsitzt, am anderen Ende eine Öffnung aufweist, die „Osculum" genannt, eher den Namen After verdiente. Die Wand des Schlauches bilden zwei Schichten von Zellen und Zellprodukten, die hier also, im Gegensatz zu Protozoenkolonien, als „Gewebe" auftreten. Nehmen wir den einfachsten Fall, der bei niederen Kalkschwämmen verwirklicht ist („Asconen" Haeckels). Bei ihnen ist die innere Schicht eine zusammenhängende Haut hoher, länglicher plasmareicher Zellen, die nach Art der Choanoflagellaten, an ihrem freien Ende die Geißel und, diese umgebend, einen plasmatischen „Kragen" aufweisen. Umschlossen wird dieser Innenschlauch durch einen Mantel von Stützsubstanz, der nach außen von einer Lage platter Zellen umkleidet wird (sog. Mesoektoderm)[1]). Der ganze Schlauch wird allseitig von zahlreichen Poren (daher der Name Poriferen) durchbrochen, durch welche, zur Nahrungszufuhr, ein partikelführender Wasserstrom in das Innere des Schlauches gelangt (Fig. 31, 32). Die Kragengeißelzellen werden wir als diejenigen Elemente kennen lernen, denen die Ernährung, nach Art einzelliger Tiere, obliegt. Das Aufgenommene, soweit sie es selbst nicht gebrauchen, geben sie an die Zellen der Außenschicht ab.

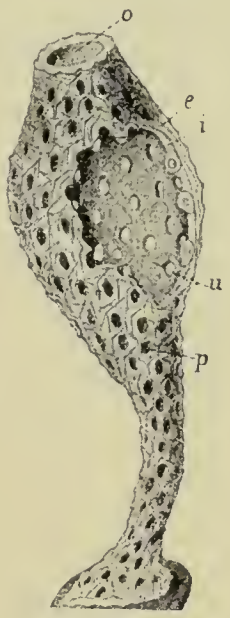


Fig. 31.

Olynthus. o Osculum, p Poren, u das eröffnete Schlauchinnere, e Skelettspicula, i Eier (n. Haeckel aus Hertwig).

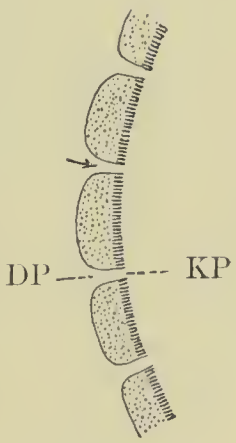


Fig. 32.

Die zuleitenden Poren bei einem Ascon. DP Mündung einer Pore nach außen. KP Mündung des Porus in das Schlauchinnere (n. Korschelt und Heider aus Schneider).

Solche primitiven Schwämme sind äußerst zart und dünnwandig. Die Stützelemente spielt eine ganz untergeordnete Rolle[2]). Die meisten Spongien aber sind wesentlich komplizierter: Die Außenschicht wird massig; eine Anzahl verschiedenartiger Gewebselemente treten in ihr auf, die, wie wir sogleich sehen, schon recht mannigfache physiologische Bedeutung gewinnen: Wir finden eine gallertige oder sonstwie weiche Grundsubstanz, in der mehr oder weniger verästelte Bindezellen, die Bildner der Grundsubstanz, sich in größerer Menge finden. Außerdem begegnen wir Wanderzellen, ferner an bestimmten Stellen langen, spindelförmigen Zellen, die sich muskelfaserartig verkürzen können und endlich Elementen, die uns nicht weiter beschäftigen werden: Skelett und Geschlechtsorganen.

---

[1]) Früher sprach man von zwei Schichten (also mit den Kragenzellen von drei), einer Stützlamelle oder Mesoderm und einem Ektoderm. Heute faßt man beide aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen als eine einzige Lage, das „Meso-Ektoderm" auf, da die zelligen Elemente beider Schichten ursprünglich gleich sind, und voneinander abstammen.

[2]) Eine zarte „Stützlamelle", welche die Kragenzellen von der äußeren Zellschicht („Ektoderm") trennt.

Und mit der Massenentwicklung des Mesoektoderms geht auch eine Komplikation der, der Ernährung dienenden Schichten einher. Sie rücken als Ausstülpungen, im extremen Falle als kugelige Kammern, die durch Kanäle mit der Außenwelt kommunizieren, in die Wandmasse hinein. Das eigentliche Schlauchlumen büßt seine Kragenzellen völlig ein und erscheint mit platten, teilweise geißeltragenden Elementen besetzt, die an der Ernährung keinen Anteil nehmen: Der „Vorläufer des Metazoendarms" bei den „Asconen" wird bei den massigeren Schwämmen zu einer Art Kamin, berufen bei der Abfuhr des Nahrungswasserstromes eine Rolle zu spielen.

Wir sahen, im einfacheren der letztgenannten Fälle umgrenzen die Kragenzellen einen Hohlraum, der als Ausstülpung des Schlauchlumens in die Wandmasse entsteht; da sie radiär auf der Schlauchachse stehen, nannte man sie „Radialtuben". Zwischen den Radialtuben befinden sich Kanäle, die durch Einströmporen (Dermalporen) je mit dem, den Schwamm umgebenden Wasser, ferner durch Öffnungen (Kammerporen) mit den „Radialtuben" oder Geißelkammern in Verbindung stehen. („Syconen" Haeckels, Fig. 33).

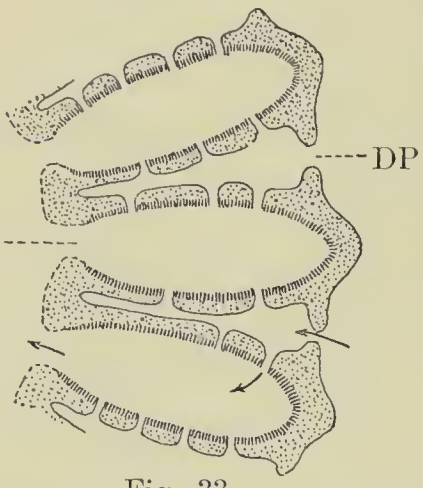


Fig. 33.

Zuleitendes Kanalsystem und Radialtuben eines Sycon. DP Dermalporus, Ost. sog. Ostium, Mündung der Radialtube in das Schlauchlumen (n. Korschelt und Heider aus Schneider).

Die weitergehende Komplikation („Leuconen") bringt nichts wesentlich Neues: Die Geißelkammern finden wir nun ganz in die Wand des „Schlauches" eingebettet, d. h. vor allem, sie kommunizieren mit dem „Schlauchlumen" (Kamin) nicht mehr unmittelbar (durch ein weites Loch, sog. Ostium), sondern durch enge Kanäle. Auch das vom Außenporus zuleitende Kanalsystem zeigt mehr Komplikation, als bei der vorigen Gruppe, und zwar unterliegen diese Dinge bei verschiedenen Arten mancherlei Schwankungen. Je nach verschiedener Art der Zuleitung hat man auch wohl zwei Gruppen unterschieden: Einmal gelangt das Wasser aus den Hautporen in verzweigte Kanäle, die es unmittelbar zur Eingangspforte („Kammerporus = Prosopyle") der Geißelkammern leiten (Fig. 34); oder aber, es finden sich unter der Oberfläche des Schwammes geräumige Lakunen, aus denen das Wasser dann seinerseits in die Geißelkammern einströmt. Doch damit ist die Mannigfaltigkeit noch bei weitem nicht erschöpft, die aber für uns keine Rolle spielt. Entfernt sich nun schon solch ein Gebilde durch seine Massigkeit recht beträchtlich von dem Typus, den man allenfalls einen Schlauch nennen könnte, so ist vollends dann keine Rede mehr von einem „Schlauch", wenn sich der skizzierte Typus dadurch noch weiter kompliziert, daß er zu einem Vielfachen solcher Einzelgebilde, zu einem Tierstock sich zusammensetzt. Die Art, wie die Einzel-„Schläuche" sich zu Stöcken kombinieren, ist wiederum mannigfach, von baumförmig verästelten Organismen bis zu jenen massiven Gebilden, die jedermann als Badeschwamm bekannt sind. Meistens aber bleibt das Prinzip: Viele Kamine, die durch ein großes Loch (Osculum) münden, je umgeben von massigem Gewebe, in dem sich die Geißelkammern befinden, deren abführende Kanäle in den Kamin

münden. Es bilden also bei Syconen und Leuconen die eigentlichen ernährenden Zellen dadurch, daß sie sich auf die Geißelkammern beschränken, unzusammenhängende Lager. Das verbindende Kanalsystem ist gleich dem Kamin und der Körperoberfläche mit platten Zellen ausgekleidet[1]), die bei vielen Schwämmen eine Geißel (Kieselschwämme), niemals aber einen Kragen besitzen.

Wir teilten bislang die Schwämme nach der wachsenden Komplikation des verdauenden Apparates in „Asconen", „Syconen" und „Leuconen" ein. Die Systematik verwendet hingegen zur Einteilung, die Beschaffenheit der Skelettelemente, und zwar in erster Linie ihr Material. Die „Spicula" (Nadeln und mehrachsige, aus „Nadeln" zusammengesetzte Hartgebilde von großer Formenmannigfaltigkeit) können aus Kalk bestehen, Kalkschwämme, oder aus Kieselsäure, Kieselschwämme, zu denen man neuerdings die Skelettlosen (Myxospongien), und die mit einem hornartigen Faserskelett versehenen Ceraospongien zählt. Asconen- und Leuconentypus finden wir nur bei den Kalkschwämmen. Die höheren Kalkschwämme und alle Kieselschwämme sind nach dem Leuconentyp gebaut.

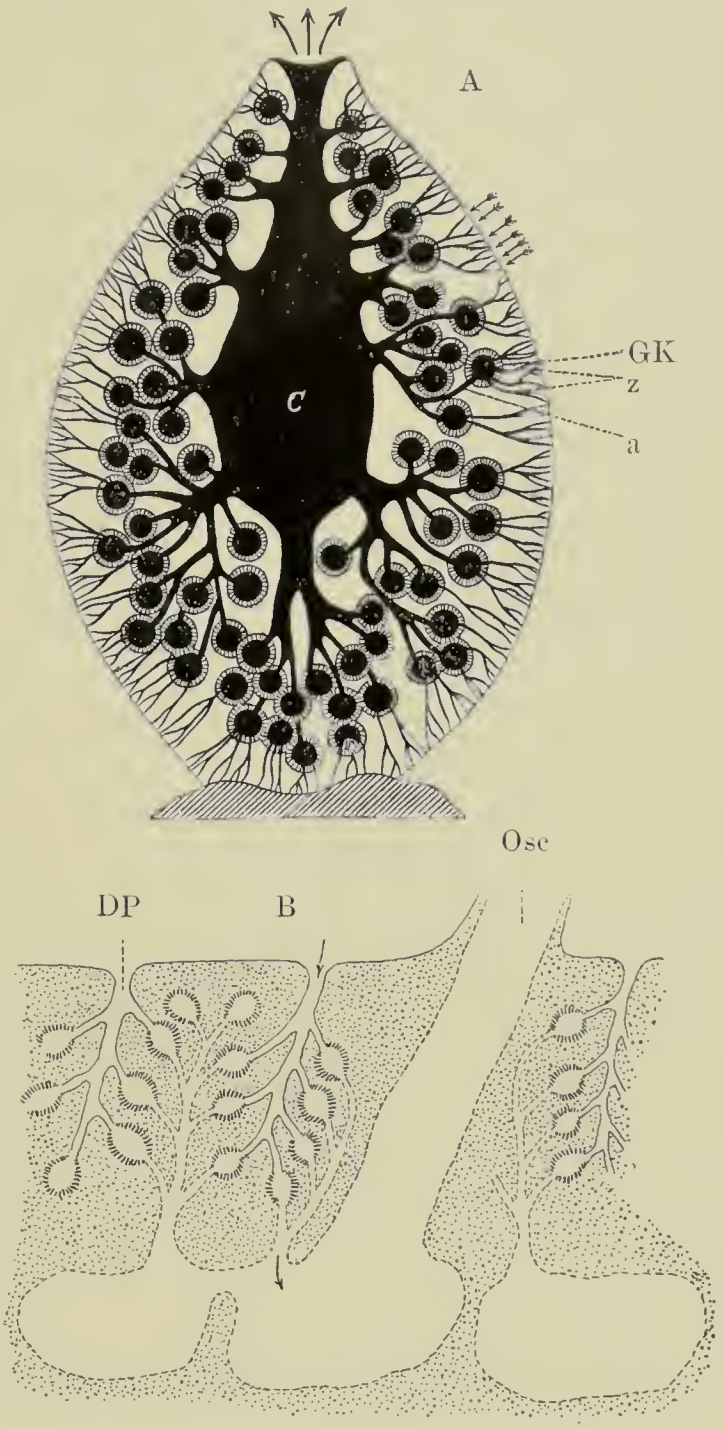


Fig. 34.

A Hohlraumsystem eines Kalkschwammes vom Leuconentypus. C Zentraler Hohlraum (Kamin), z zuführende Kanäle, a abführender Kanal, GK Geißelkammer (n. Haeckel aus Schneider). B Schnitt durch Oscarella. Prinzipiell gleiche Anordnung wie in A. DP Dermalpore, Osc Osculum (n. Korschelt und Heider aus Schneider).

B. Die Nahrung der Schwämme.

Die Schwämme sind durchaus darauf eingerichtet, von „Partikeln" oder gelösten Stoffen zu leben, die sich in dem sie umgebenden Wasser

[1]) Alle diese Plattenzellen stammen vom Ektoderm der Larve ab.

befinden. Sie stellen ja mit dem System feiner Poren, durch das sie ihre Nahrung aufzunehmen gezwungen sind, eine Art Sieb dar: größere Beuteobjekte können in die Geißelkammern nicht eintreten. Größere Beuteobjekte könnten aber auch von den Kragenzellen gar nicht gefressen werden. Nach Pütter[1]) reicht die, zu Partikeln geformte Nahrung, die ein Schwamm aufzunehmen vermag, nicht aus, seinen Stoffwechsel zu decken: die Tiere seien zum großen Teil auf gelöste Nahrung angewiesen, gelöste Kohlenstoffverbindungen, die dem Stoffwechsel der Algen entstammen sollen. Da durch die Arbeiten M. Henzes[2]) (und auch H. Lohmanns[3])), Pütters Angaben sehr erschüttert worden sind, so nahmen wir uns schon in der Einleitung vor, diese Fragen hier nicht zu diskutieren. Wir wollen ohne die Möglichkeit der Aufnahme gelöster Substanzen zu verkennen, uns auf die Betrachtung der Aufnahme fester Körperchen beschränken. In der Natur dürften wohl Bakterien, niedere Algen, kleine Tiere, Eier, Detritus in Betracht kommen, doch liegen zuverlässige Angaben hierüber nicht vor.

Bei einer größeren Zahl von Kieselschwämmen wurden kommensale gelbe und grüne Algen gefunden, die möglicherweise, wie bei den Protozoen, an der Ernährung der Schwämme teilnehmen. Abschließende Versuche fehlen jedoch[4]).

C. Die Nahrungsaufnahme.

1. Das Porensystem. Es gilt, bei allen Schwämmen durch das Schlauchlumen (Asconen), oder die Geißelkammern einen kontinuierlichen Wasserstrom zu treiben, der den Kragenzellen die notwendigen Mengen von Nahrungsstoffen zuführt. Zur Erzeugung solch einer Bewegung sind bei den Kalkschwämmen nur die Geißeln der Kragenzellen vorhanden. Bei Kieselschwämmen (z. B. Oscarella) nehmen auch die Geißeln der Kanalzellen an der Erzeugung des Stromes teil. Dieser dringt stets durch die Hautporen in den Schwammkörper ein und verläßt ihn durch das Osculum. An den Hautporen findet eine erste Regulierung des Stroms, gleich bei seinem Eintritte statt. Diese Poren sind sphinkterartig von kontraktilen Elementen umgeben; bei den Kieselschwämmen sind es kontraktile Bindezellen (Fig. 35 B), bei den Syconen (Sycon setosus) faserförmig umgestaltete Deckzellen. (Vgl. K. C. Schneider). Sehen wir von den zweifelhaften und unbestätigten Angaben über Sinneszellen und Nervenfasern (v. Lendenfeld)[5]) ab, so müssen wir annehmen, daß gewisse schädliche Substanzen oder Partikel, die sich im Wasser gelöst oder suspendiert finden, die kontraktilen Elemente der Poren unmittelbar zur Verkürzung bringen, so daß die Anwesenheit grober Partikel und schädlicher (gelöster) Stoffe den Verschluß der Poren veranlaßt. Die Poren sind also ein schon recht komplizierter Schutzapparat, dessen Wirkung durch weitere kontraktile Elemente unterstützt wird, die sich längs der Kanäle, besonders auch an deren Mündung in die Kammern

---

[1]) Pütter, August, Studien zur vergleichenden Physiologie des Stoffwechsels. Berlin, Weidmann, 1908. (Abh. Ges. Wiss. Göttingen math. physik. Kl., N. F., Bd. 6, Nr. 1); Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 7, 1907, S. 283 und 321.

[2]) Henze, Arch. Ges. Physiol. Bd. 123, 1908, S. 487.

[3]) Lohmann, Intern. Revue ges. Hydrobiol., Hydrograph. Bd. 2, 1909. (Siehe auch den Abschnitt „Stoffwechsel".)

[4]) Vgl. Brandt, K., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 4, 1883, S. 225 u. a. m.

[5]) v. Lendenfeld, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 48, S. 406 (auf S. 671).

(Kammerporen) finden. (Fig. 35A stellt einen derartigen einzelligen Sphincter dar, an einem Kammerporus von Sycon setosus. Hier verläuft der Kanal streckenweise, sozusagen intrazellulär. Die Mündung kann durch diese Zellen zeitweise völlig geschlossen werden. K. C. Schneider nach O. Maas) [1]).

2. Der eigentliche Wasserstrom [2]). Nach neueren Beobachtungen vollzieht sich der Geißelschlag der Kragenzellen, z. B. im Schlauchlumen der Asconen, ganz anders als der Wimperschlag eines Flimmerepithels. Bei ihrer Bewegungstätigkeit benehmen sich die Kragenzellen wie Einzelindividuen, so daß ein wirres Durcheinander der Geißelschläge entsteht. Vosmaer und Pekelharing [2]) konnten dies an aufgeschnittenen Exemplaren von Leucosolenia nachweisen: Auch fern von der verursachten

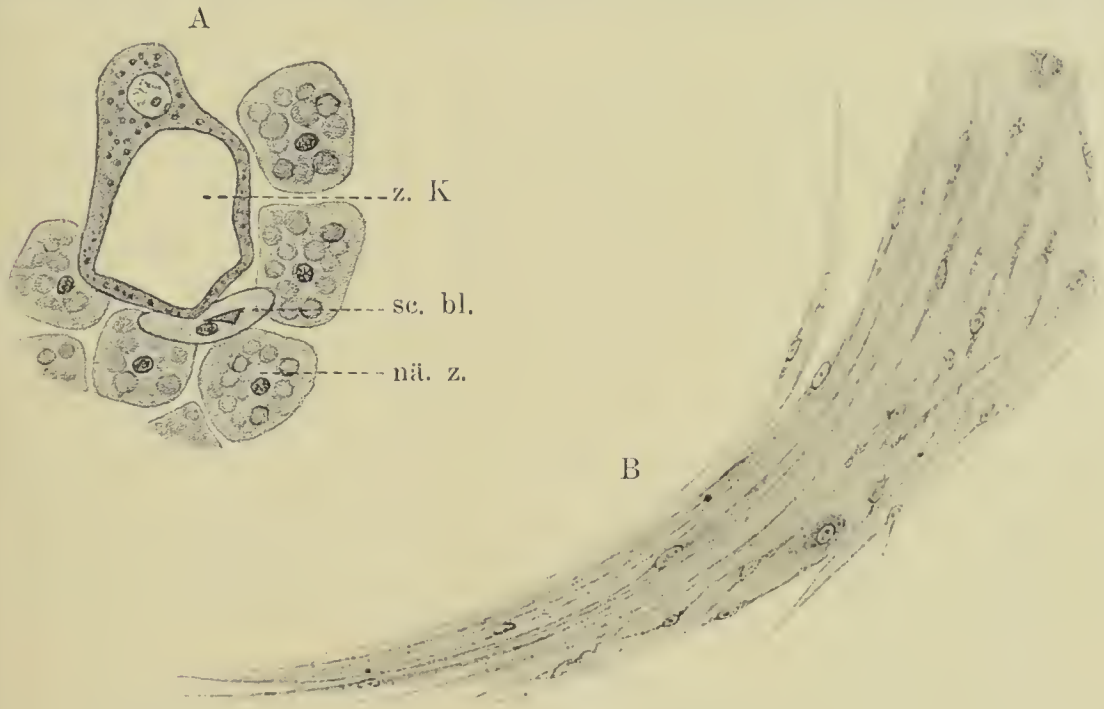


Fig. 35.

A Sycon setosus, Porenzelle. z. K. zuführender Kanal, intrazellulär in einer Porozyte gelegen, sc. bl. Skleroblast, nä. z. Nährzelle (n. O. Maas aus Schneider). B Aplysina aërophoba, kontraktile Faserzellen. Vergr. 300 fach (n. Vosmaer-Bronn).

Verletzung war der Schlag uneinheitlich, so daß man nicht etwa dieser Verletzung die Schuld an der mangelnden Koordination zuschreiben konnte: Sie ist vielmehr ein normales Verhalten. J. Cotte [3]), der ein großes Material an Kalk- und Kieselschwämmen untersuchte, sah auch oftmals diese Unregelmäßigkeit (S. 424). Hingegen gibt er an, bei manchen Kalkschwämmen zuweilen die Geißeln gemeinsam in rhythmischer Wellenbewegung haben schlagen zu sehen: Wir müssen also vorderhand annehmen, daß beide Fälle vorkommen und haben damit die Aufgabe, folgendes zu erklären: 1. Rhythmischer Geißelschlag, den wir wohl als bestimmt gerichtet ansehen müssen, würde einen Wasserstrom von den Poren zum Osculum erzeugen, der das Kanalsystem in einer Weise durch-

[1]) Siehe auch Parker, G. H., Journ. exper. Zool. Vol. 8, 1910, Nr. 1 (S. A.).
[2]) Vosmaer, G. C. J. und Pekelharing, Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt. 1898, S. 168; Versl. wis. nat. Afd. Akad. Wet. Amsterdam D. 6, 1898, p. 494.
[3]) Cotte, Bull. scient. France Belgique T. 38, 1904, p. 420.

strömte, die eine Berührung nur weniger Teilchen mit der Wandung, daher eine geringe Ausnützung mit sich brächte. Cotte löst die Schwierigkeit wie folgt auf: Beim Übertritt aus den engen, durch kontraktile Zellen nach Bedarf noch mehr zu verengernden Kanälen, in die weiten Geißelkammern muß ein Strudel im strömenden Wasser entstehen; dieser bedingt es, daß möglichst viele Partikel mit der Geißelkammerwand in Berührung kommen.

2) Ungleichmäßiger Geißelschlag (Vosmaer und Pekelharing) bedingt überhaupt zunächst keinen regelmäßigen Wasserstrom. Er erzeugt vielmehr in den Kammern oder im Schlauchlumen ein Oszillieren der suspendierten Teilchen, so daß die Wahrscheinlichkeit, daß diese mit den fressenden Kragenzellen in Berührung kommen, sehr groß ist. Wie aber entsteht ein kontinuierlicher, stets gleichmäßig von Poren zu Osculum gerichteter Strom? Die zitierten Autoren beantworten für Asconen (Leucosolenia) die Frage auf folgende Weise: Die Hautporen dieser Formengruppe sind innen von einem Kranz von Kragenzellen umstellt, die kegelförmig miteinander konvergieren. Hierdurch aber dienen sie als Ventil, welches dem Wasser durch die Poren einzutreten, nicht aber umgekehrt den Schwammkörper zu verlassen erlaubt: Der unregelmäßige Geißelschlag muß eine Folge von Druckschwankungen bedingen. Überdruck drückt die Ventilkragenzellen aneinander, die Poren schließend: das Wasser strömt zum weiten Osculum hinaus. Bei der negativen Druckphase öffnen sich die Porenventile, das Wasser kann durch sie eintreten; eigentlich auch durch das Osculum. Allein nach dem Gesagten muß im Osculum eine Stromrichtung überwiegen, die nach außen führt, da der Überdruck lediglich durch das Osculum ausgeglichen wird. Das mechanische Moment (der Schwung) des hier infolge der Überdruckphasen ausströmenden Wassers, bietet bei der folgenden negativen Druckphase einen Widerstand gegen jeden Ausgleich durch das Osculum, daher nur die Poren dem Einströmen dienen können [1]).

Die beiden holländischen Autoren sind — wie man aus Obigem schon ersehen kann — geneigt, diese Auffassung auch auf höhere Schwämme zu übertragen. Bei ihnen wäre das Ventil natürlich je am Eingang der Geißelkammern zu suchen.

Eine ungefähre Vorstellung von der Leistungsfähigkeit dieses Zirkulationssystems gibt Pütter (l. c. 1908 S. 43) für Suberites domuncula (Kieselschwamm.)

„Aus dem Osculum tritt ein Strom aus, der schätzungsweise 5 mm Geschwindigkeit pro 1 Sek. hat. Obgleich nun dieser Strom bekanntlich keineswegs dauernd besteht, sondern oft stundenlang durch den Schluß des Osculum unterbrochen wird, wollen wir doch als Maximalleistung ansetzen, er bestünde dauernd. Dann würde bei den (herrschenden) Dimensionen, die Wassermenge, die pro Stunde durchgetrieben wird, ca. 0,5 Liter betragen, eine sehr hohe Leistung, wenn man bedenkt, daß der ganze

[1]) Diese an sich einigermaßen konstante Strömung gewinnt noch mehr an Stetigkeit dadurch, daß bei Asconen der verengte, geißelzellenfreie Endabschnitt des Schlauchlumens („Kloake") mit dem relativ engen Osculum, bei höheren Schwämmen aber das ganze Abzugsrohr als eine Art Kamin oder Schornstein dient. Er ist enger als das Gesamtlumen des übrigen Leitungssystems; daher nimmt in den genannten Abzugskanälen das Wasser eine größere Stromgeschwindigkeit an, so daß sein mechanisches Moment auf das übrige Wasser wie ein Schwungrad wirkt, seiner Strömung über alle toten Punkte hinweghelfend. (Auch die relativ geringere Reibung im „Kamin" der Syconen und Leuconen dürfte von Bedeutung sein.)

Schwamm nur 60 ccm Volum hat." Nach Haeckel[1]) soll die Stromgeschwindigkeit auch vom Ernährungszustand der Tiere abhängen, durch Hunger beschleunigt werden. —

D. Die Aufnahme der Nahrung in die Zellen des Schwammes.

Überblickt man all das, was über die Wasserströmung gesagt wurde, so wird man nicht verkennen, daß hier ein ziemlich komplizierter Apparat in Tätigkeit ist, berufen, dem Schlauchlumen bei den Asconen, den Geißelkammern bei den Syconen und Leuconen, mit anderen Worten den Kragenzellen Nahrung zuzuführen. Mögen die übrigen Kanalzellen, ja mögen die Zellen der Körperoberfläche imstande sein, flüssige Nahrung zu absorbieren (das ist nicht bewiesen und nicht widerlegt), zur Aufnahme fester Nahrungsteile sind die Kragenzellen da, und wir werden solche Partikel vorderhand wenigstens, als Hauptnahrung betrachten müssen[2]).

Die Aufnahme irgendwelcher Nahrungsteilchen durch die Kragenzellen wurde von einer ganzen Anzahl von Autoren beobachtet[3]); vornehmlich die Aufnahme von Carmin und Fettkügelchen der Milch, die dem Seewasser zugesetzt wurde. v. Lendenfelds Versuche, Stärkekörner aufnehmen zu lassen, mißlangen, wohl infolge der Größe dieser Körner, die einen Eintritt in die Poren verhindert.

Der Aufnahmevorgang von Partikeln durch die Kragenzellen. Den Vorgang der „Phagocytose" durch die Kragenzellen mit demjenigen zu analogisieren, den wir bei den Choanoflagellaten kennen lernten, ist sehr verlockend, aber das vorliegende Beobachtungsmaterial reicht nicht hin, uns ein Recht zu solchem Analogisieren zu geben. Viele ältere Autoren, wie Haeckel[4]), v. Lendenfeld[2]) (Abbildung!), Bidder[2]) nahmen an, daß die Geißel die Partikel in den trichterförmigen Kragen treibe, und daß innerhalb dieses Trichters das Plasma aufnahme-

---

[1]) Zitiert nach Cotte, Bull. scient. France Belgique T. 38, 1904, p. 420.

[2]) El. Metschnikoff (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 32, 1879, S. 349, insbesondere S. 371; Zool. Anz. Bd. 5, S. 310); Gust. Loisel, (Journ. Anat. Physiol. T. 34, 1897, p. 187); E. Topsent (Arch. Zool. expér. (3), T. 6, p. XXVI) u. a. waren der Ansicht, daß wenigstens bei manchen höheren Schwämmen die Kragenzellen nur mehr motorische Funktion haben, während die Wanderzellen des Mesenchyms die Nahrung aufnähmen (bei Siphonochalina coriacea, Cliona celata und einigen Renieren wurde von Metschnikoff verfüttertes Carmin niemals in den Kragenzellen, sondern nur in Mesenchymzellen gefunden. Für Spongilla wurde diese Angabe von Vosmaer und Pekelharing widerlegt.) Hingegen fanden sich wieder andere Arten (Halisarca) etc., bei denen sich Carmin sowohl im Mesenchym als in den Kragenzellen nachweisen ließ. Metschnikoff und auch A. Masterman (Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 13, p. 485) meinten, daß in diesem Falle die gefüllten Kragenzellen sich loslösten, um als Wanderzellen in das Mesenchym zu gelangen, und durch junge Wanderzellen ersetzt zu werden. v. Lendenfeld machte sogar die Zellen der Körperoberfläche für die Aufnahme fester Körper verantwortlich, die dem Mesoderm übergeben und deren unverdauliche Reste durch die Kragenzellen ausgestoßen würden. v. Lendenfelds Auffassung wurde durch niemand bestätigt, von Metschnikoff ausdrücklich widerlegt. Er selbst fand übrigens (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 48, 1889, S. 349) Nahrungsaufnahme durch Kragenzellen. Das durch neuere Autoren festgestellte Verhalten von Kragen- und Mesenchymzellen wird dem Leser eine Erklärung für die Irrtümer geben, in welche Metschnikoff verfallen ist.

[3]) z. B. von v. Lendenfeld, R., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 48, 1889, S. 406; Biol. Zentralbl. Bd. 6, 1899, S. 257; Bidder, George, Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 38, 1896, p. 9; Vosmaer, G. C. J. und Pekelharing, Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt. 1898, S. 168; Cotte, J., Bull. scient. France Belgique T. 38, 1904, p. 420 u. a. m.

[4]) Haeckel, E., Die Kalkschwämme. Berlin 1872.

fähig sei. Man schrieb dem Kragen pseudopodienartige Bewegungen zu, die man freilich niemals gesehen hatte (Bidder). J. Cotte[1]) will Aufnahme sowohl innerhalb als außerhalb des Kragens beobachtet haben; zuweilen sei dabei eine kleine pseudopodienartige Vorstülpung des Plasmas tätig gewesen, welche Nahrungspartikel, gleich der Eichelhülse die Eichel, umfaßten. Die Bedeutung des Kragens — bei den Choanoflagellaten eine Art klebriger Fangmembran — ist daher bei den Kragenzellen der Schwämme nicht aufgeklärt. Nach v. Lendenfeld ziehen Kragenzellen, die (mit Carmin) vollgepfropft sind, Kragen und Geißel ein und ziehen sich zusammen. Wenn sie den Farbstoff ausgestoßen haben, nehmen sie ihre Normalform wieder an (Fig. 36).

E. Weitere Schicksale der durch die Kragenzellen aufgenommenen Nahrungsteilchen.

1. Wo wird verdaut? Bei niederen Kalkschwämmen findet unzweifelhaft die Verdauung in den Kragenzellen statt. Cotte[2]) fand, daß in diesen Zellen Stärkekörner ihr Verhalten gegen Jod, Bakterien gegen Farbstoffe (nach Gram, nämlich gegen Gentianaviolett und Eosin) in, für Verdauung charakteristischer Weise ändern. Anders bei den höheren, sicherlich den Kieselschwämmen. Hier war es schon Metschnikoff, v. Lendenfeld wie Vosmaer und Pekelharing aufgefallen, daß verfütterte Substanzen nicht nur in den Kragenzellen, sondern auch in den Wanderzellen des Mesenchyms gefunden würden; und zwar um so mehr, je längere Zeit nach der Fütterung man wartet. Läßt man eine Spongilla, nachdem man sie aus carminpulverhaltigem Wasser entfernt hat, noch eine Stunde in reinem Wasser, so ist der Farbstoff fast nur mehr in Mesenchymzellen nachzuweisen. Das nämliche gilt für Milchfettkügelchen[3]). Cotte (Bull. scient.) fand denn auch, daß bei den Kieselschwämmen eine mit Farbstoffen in oben angegebener Weise nachweisbare Verdauung nicht in den Kragenzellen stattfindet: Die aufgenommenen Partikel werden unmittelbar an die Mesenchymzellen abgegeben, wo sie nun in Vakuolen verdaut werden[4]). Diese Spezialisierung, bei der die Kragenzellen mehr oder

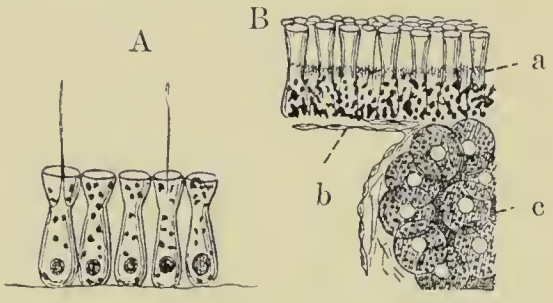


Fig. 36.

A Sycandra raphanus, 10 Stunden in Karminwasser. Gruppe von Kragenzellen mit aufgenommenen Karminkörnchen. B 17 Stunden in Karminwasser, a Kragenzellen mit aufgenommenen basal gelegenen Karminkörnchen, b Epithel des zuführenden Kanals, (c Embryo) (n. v. Lendenfeld aus Biedermann).

[1]) Cotte, J., C. R. Soc. Biol. Paris T. 54, 1902, p. 1315 und l. c. (Bull. scient France Belgique).

[2]) Cotte, J., Bull. scient. France Belgique T. 38, 1904, p. 420.

[3]) v. Lendenfeld, (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 48, 1889, S. 406) meinte, daß nur Nährstoffe von den Kragenzellen an die Wanderzellen weitergegeben würden (Milchfettkügelchen), Carmin z. B. aber nicht. Siehe auch Zemlitschka, Fr., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 67, 1900, S. 241. Vosmaer und Pekelharing überzeugten sich aber bei Spongilla auch vom Übertritt der Carminkörnchen in das Mesenchym.

[4]) Lieberkühn (Müllers Arch. 1856, 1857, 1859 n. Biedermann) und Metschnikoff (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 32, 1879, S. 349) hatten schon die Auflösung von Protozoen im Parenchym von Spongilla beobachtet (Metschnikoff

weniger ausschließlich der Aufnahme der Nahrung dienen, sich aber durch Abgabe dieser Partikel an besondere verdauende Elemente immer wieder Platz zur Neuaufnahme schaffen, dürfte in ihrer Zweckmäßigkeit verständlich sein. —

2. Der verdauende Saft: Die Spongien dürften zu den schwierigsten Untersuchungsmaterialien gehören, welche die vergleichende Physiologie aufzuweisen hat. Das konnte man schon aus der Geschichte der Erforschung der Aufnahmevorgänge sehen, es gilt aber mindestens in gleichem Maße für das Studium der Fermente, deren beste Kenntnis wir einer sehr mangelhaften Methode verdanken, der Extraktion ganzer Schwammmassen.

Die Eiweißverdauung: Loisel[1]) macht es durch Verfütterung oder Injektion von Farbstoffen (Lackmus, Kongorot) wahrscheinlich, daß in die Nahrungsvakuolen der Kragen- und Mesenchymzellen zuerst ein saurer Saft abgeschieden wird (z. B. Reniera ingalli; Kongorot nimmt violette Färbung an). Daß aber auch hier die Säuresekretion nichts mit der eigentlichen Verdauung zu tun hat, sondern dieser offenbar vorausgeht, wohl um das Abtöten der Bakterien herbeiführen zu helfen, geht aus den Angaben über das Vorhandensein eines Eiweißferments hervor, das nach Art des Trypsins wirkt[2]).

Neben Léon Fredericq[3]) ist es Cotte[4]), der diesen trypsinartigen Charakter nachweist. Cotte prüft die Wirkung seiner Extrakte auf Gelatine und Fibrin (Reniera). Beide Körper werden bei alkalischer Reaktion und geeigneter Temperatur gelöst. Bei Gelatine konnte in den Verdauungsprodukten ein zur Gruppe des Glykokolls gehöriger Körper, bei Fibrin aber Albumosen, Peptone und Aminosäuren (Tyrosin) nachgewiesen werden. Die Tryptophanreaktion war negativ. Das Reaktionsoptimum dieser Fermente soll dem des Wirbeltiertrypsins ähnlich sein, ohne jedoch gleich große Empfindlichkeit gegen Säure zu zeigen.

Bei saurer Reaktion soll das Ferment Milch zur Gerinnung bringen. Auch wird das Vorhandensein eines oxydierenden Ferments angegeben, das Tyrosin in einen schwarzen Körper überzuführen vermag (Tyrosinase).

Anderweitige verdauende Fermente. In den Extrakten verschiedener Schwämme wurde ein Ferment gefunden, welches Stärke in einen reduzierenden Zucker überzuführen vermag. Daß nach Cotte

S. 373). Nach Obigem wird es verständlich, wie manche Autoren (S. 107 Fußnote 2) zur Meinung kommen konnten, als nähmen die Mesenchymzellen die Nahrung unmittelbar auf, die Kragenzellen aber nicht; sie hatten dies sicherlich an Formen gesehen, bei denen die Abgabe der Stoffe aus den Kragenzellen sehr schnell vor sich geht. Übersieht man die verschiedenen Angaben, so gewinnt man den Eindruck, als seien große Unterschiede in der zu dieser Abgabe notwendigen Zeit bei verschiedenen Schwammarten nachzuweisen.

[1]) Loisel, Journ. Anat. Physiol. T. 34, 1897, p. 187.

[2]) Die zum Teil gegenteiligen Angaben von Krukenberg dürfen wir füglich übergehen. Nicht minder seine Behauptung, daß, wenn man rohes Fibrin an der äußeren, unverletzten Oberfläche verschiedener Schwämme befestigt, jener Eiweißkörper aufgelöst wird. (Siehe Vergleichend-physiologische Studien Adria, Abt. 1, S. 57 (spez. a. S. 73) und an anderen Orten.)

[3]) Fredericq, L., Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391.

[4]) Bull. scient. France Belgique T. 38, 1904, p. 420. Bei Suberites domuncula und Cydonium gigas gelangt die Trypsinwirkung der Extrakte nicht voll zur Wirkung, obwohl das Vorhandensein eines tryptischen Ferments (Suberites) nachzuweisen war, Cotte schließt auf ein, das Trypsin hemmendes Agens und denkt an Pepsin, eine Meinung, die wohl gar zu sehr der Begründung entbehrt. Die Unzuverlässigkeit von Extrakten wird uns noch oft beschäftigen.

die Stärke bei den Kalkschwämmen in den Kragenzellen verdaut wird, hörten wir schon. Eine Invertase ist vorhanden, während Cytase (celluloseverdauendes Ferment) fehlt.

Ebenso wurde ein fettlösendes Enzym nachgewiesen.

Die Wirkung der Fermente im Innern der Vakuolen der Mesenchymzellen hat (Lieberkühn und) Metschnikoff[1]) beschrieben: „So habe ich gesehen, daß eine in den jungen Spongillenkörper aufgenommene lebende Oxytricha im Laufe einer Viertelstunde sich auflöst, wobei die in ihrem Innern gelegenen Nahrungsstoffe, die Chlorophyllkörner u. a. bald von den Mesodermzellen verschluckt waren. Ebenso schnell beobachtete ich das Zerfallen von Glaucoma und Actinophrys sol, welche in das Mesoderm des Schwammes gelangten. Nicht selten dauert dieser Prozeß mehrere Stunden fort. . . . In einem jungen Schwamme habe ich während mehrerer Tage eine große Anzahl aufgenommener Euglena . . . verfolgt, wobei ich bemerkte, daß nur deren Protoplasma aufgelöst wurde, während die Chlorophyllkörner unverdaut blieben." (S. 374.)

F. Weitere Schicksale der Nahrung.

Sehr wenig wissen wir über das weitere Schicksal der Nahrung: ob die Verdauung ausschließlich in den Wanderzellen, oder auch in den übrigen Elementen des Mesenchyms (z. B. der Grundsubstanz) stattfinden kann, ist unbekannt. Jedenfalls finden innerhalb der mit Grundsubstanz erfüllten „Lacunen", Strömungen statt, verursacht durch amöboide Bewegungen der „Bindezellen" (außer Fr. E. Schulze, Cotte); durch sie dürfte die Nahrung verteilt werden (Kieselschwämme).

G. Kot und Kotabgabe.

Unverdauliches wird zum Teil schon von den Kragenzellen in die Geißelkammern entleert (hauptsächlich Kalkschwämme). Die Wanderzellen entleeren nach Cotte alles Unbrauchbare (auch Exkrete) in die Grundsubstanz, aus der es durch die „lacunären" Strömungen in die Kanäle gelangt, um den Schwamm durch das Osculum zu verlassen. —

H. Reservestoffe.

Cotte vermißt Stärke und Glykogen. Von anderen Autoren ist Stärke gefunden worden; so u. a. von Keller[2]), doch dürfte es sich wohl stets um ein Produkt kommensaler Algen handeln[3]). Sehr bedeutungsvoll scheinen Fette und fettähnliche Stoffe für die Schwämme zu sein. Cotte wies Oleinsäure und Buttersäure nach (andere sonst häufige Fettsäuren, wie Stearinsäure konnte er nicht finden) und ist geneigt, ihre Ester als Reserven anzusehen. Bezüglich der fettartigen Farbstoffe (Lipochrome) und der Lipoide (Spongosterin, ein dem Cholesterin nahestehender Körper) muß neben Cotte, auf die Arbeiten M. Henzes[4]) verwiesen werden.

Als Reservestoffträger können vielleicht (unter anderen) gewisse körnerführende Wanderzellen angesehen werden, „Cellules sphéruleuses";

[1]) Metschnikoff, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 32, 1879, S. 349.

[2]) Keller, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 30, 1878, S. 563.

[3]) Vgl. Brandt, K., Mitt. Zool. Stat. Neapel Bd. 4, 1883, S. 225 etc. Übrigens soll bei einigen wenigen Arten auch Stärke ohne gleichzeitiges Vorhandensein von Algenzellen gefunden worden sein.

[4]) Henze, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 41, 1904, S. 109, Bd. 55, 1908, S. 427 (Suberites domuncula).

sie sollen im Mesenchym zerplatzen und ihre kugelförmigen Einschlüsse, die möglicherweise Reservestoffe sind, an das Gewebe abgeben (Cotte l. c.).

Die (eigentlichen) Cölenteraten (Cnidaria).

Der Grundtyp der Cnidaria ist wiederum (d. h. wie bei den Schwämmen) der Schlauch, der „Polyp", der aus zwei Schichten, zwei Zellhäuten besteht. Beide scheiden zwischen sich eine homogene oder strukturierte Stützschicht ab. Auch hier wird die Innenwand durch die Freßzellen gebildet. Und doch sind die Unterschiede, die selbst zwischen den niederen Cölenteraten, z. B. den Hydren des süßen Wassers, und den Schwämmen bestehen, sehr wesentlich. Von unserem Standpunkt aus, wird er uns am deutlichsten, wenn wir ihn von dem Vermögen der Cölenteraten ableiten, große Beute zu verzehren. Wenn wir bei den Infusorien Schlinger und Strudler unterschieden, so müssen wir die Schwämme mit diesen, die Cölenteraten aber mit jenen, den Schlingern, vergleichen. Das hat nun eine Reihe von Einrichtungen zur Folge, die wir bei den Schwämmen vermissen: 1. Der Cölenteratenschlauch erhält seine Nahrung nicht durch Poren, sondern durch eine einzige, endständige Mundöffnung, die zugleich als After dient. 2. Um dem Munde die Nahrung zuführen zu können, bedarf es einer Reihe von Vorrichtungen, die nur zum Teil noch den morphologischen Wert von Zellorganellen haben, zum Teil aber schon echte vielzellige Organe sind. An Zellorganellen kommen Wimpern vor und ferner eigentümliche hochkomplizierte Nesselorgane: ausschleuderbare, spitze, vergiftete Fäden. Die wichtigsten echten Organe sind die Fangarme und Fangfäden, Ausstülpungen der Leibeswand, welche den Mund umstehen, oder sonstwie zweckmäßig angebracht sind, stets berufen, dem Munde die Nahrung zuzuführen. Sie würden nutzlos sein, wären sie nicht durch viele, bestimmt angeordnete Muskelfasern, die durch ein primitives Nervensystem mit den Empfängern äußerer Reize verbunden sind, ausgerüstet und hierdurch zu den, für ihre Aufgabe notwendigen Bewegungen befähigt. Aber auch der Mund darf nicht untätig sein, er muß die Beute den Tentakeln abnehmen und in das Innere des Schlauches treiben.

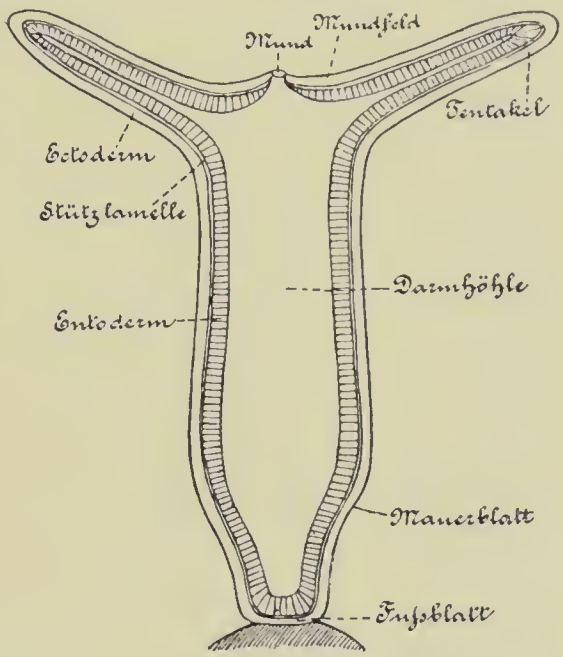


Fig. 37.
Schematischer Längsschnitt durch einen Hydroidpolypen (aus Biedermann).

Innerhalb des Schlauches ferner muß der Organismus Herr über die Beute bleiben, schon um nach Bedarf die Reste wieder zum Munde ausstoßen zu können. So wird der ganze Körper mit jenem Sinnes-Nerven-Muskelsystem versehen sein müssen, ein Apparat, der die Cölente-

raten, verglichen mit den Spongien, schon bei oberflächlicher Betrachtung den „Eindruck tierisch belebter Körper" erwecken läßt. Das Bewegungssystem ist bei dieser Tiergruppe ein Produkt der Epithelien selbst, und zwar vermag das Schlauchinnere (Entoderm) ebensogut wie das Schlauchäußere (Ektoderm) alle drei Elemente dieses Systems zu erzeugen: Wie angedeutet, Muskeln, Nervenfasern und reizempfangende Zellen, deren Funktion, da sie sich keineswegs auf den, zur Ernährung notwendigen Dienst beschränkt, uns im nervenphysiologischen Abschnitte beschäftigen wird. Das Schlauchinnenblatt (Entoderm), auf dessen Betrachtung wir uns beschränken, besteht aus geißeltragenden Freßzellen, die man mit den Freßzellen der Schwämme vergleichen könnte[1]). Allein die Einrichtung, die wir bei Schwämmen kennen lernten, würde angesichts der großen Beutetiere unserer Cölenteraten vollkommen versagen: kleinere, geschweige denn größere Fische etwa, können nicht von einer einzigen, nicht einmal von mehreren zusammenfließenden Entodermzellen der Cölenteraten umflossen werden. So kommt denn im Entoderm hier noch etwas zu den Freßzellen hinzu: Zellen, die imstande sind, ebenso wie die Freßzellen, verdauenden Saft zu produzieren, diesen aber, im Gegensatz zu den Phagozyten, nach außen abzugeben. Dieser Saft — wohl stets handelt es sich um geringe Mengen — genügt, die großen Beuteobjekte zu einer enormen Zahl von Partikeln einzuschmelzen, die dann von den Freßzellen amöboid aufgenommen werden[2]). Dazu kommen im Entoderm noch andere Elemente, wie Zellen mit jenen Nesselorganen (Nesselzellen) und Sinneszellen. Die nervösen Elemente befinden sich im ganzen nicht mehr im Verbande des Entoderms, sondern (größtenteils) unter ihm. —

Wie die Schwämme, so weichen auch die Coelenteraten sehr oft von der ursprünglichen Schlauchform ab; sei es durch Annahme einer mehr platten, etwa scheibenartigen Form, wie bei den freischwimmenden Medusen, sei es durch größere Komplikation der inneren Einrichtung, wie bei den Anthozoen (Korallen, Seeanemonen etc.), oder den Rippenquallen, sei es endlich durch Tierstockbildung (Hydroidpolypen, Korallen), wobei z. B. (bei den Siphonophoren) die ursprünglich schlauchförmigen „Polypen", oder die medusenähnlichen Individuen, unter Annahme neuer Funktionen recht mannigfaltige Formen annehmen können und dem Tierstocke Dienste leisten, als wären sie nur Organe eines einheitlichen Wesens. Bei solchen Tierstöcken, oder aber bei massig entwickelten Formen (Medusen, besonders Rippenquallen), dienen Ausläufer oder Verzweigungen des Ernährungsschlauches, dazu den Geweben Nahrung zuzuführen.

A. Die Nahrung der Cölenteraten.

Die Cölenteraten zeichnen sich durch große Gefräßigkeit aus. Erstaunlich ist vor allem die Größe der Beuteobjekte, die sie aufzunehmen vermögen. Als Hauptnahrung kommen lebende Tiere in Betracht.

1. Hydroiden. Hydra (des süßen Wassers) konnte M. Greenwood[3]) mit Entomostraken (niedere Crustaceen), Nais (Oligochäte) Käferlarven und rohem Fleische füttern. Nach J. Hadži[4]) bilden bei

[1]) Doch fehlt ihnen der Kragen und ihre Basis geht in einen eigenartigen Fortsatz aus, der Muskelsubstanz ausbildet.

[2]) Diese Abscheidung von Ferment in das Innere des Schlauches, ist bei manchen Formen noch einigermaßen problematisch; siehe die spezielle Behandlung.

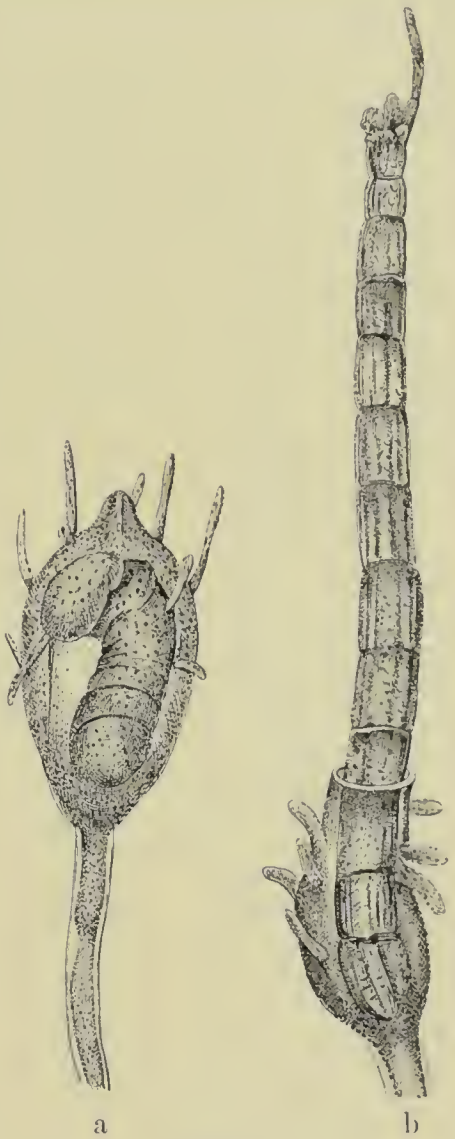
[3]) Greenwood, Journ. Physiol. London Vol. 9, 1888, p. 317.

[4]) Hadži, Arch. Entw.-Mech. Bd. 22, 1906, S. 38.

Hydra viridis kleine Krebse die Hauptnahrung. Elliot, R. Downing[1]) beobachtete die Aufnahme und Verdauung von Karpfenembryonen (z. B. von 8 mm Länge. Hydra wird je nach Art 1—2 cm lang). Fig. 38 zeigt, wie Cordylophora lacustris, ein Hydroidpolyp, der gleich Hydra in Süßwasser zu leben vermag (auch in Brackwasser), relativ zu seinem Körper enorm große Beuteobjekte zu verschlingen imstande ist[2]).

2. Was für die Hydroiden gilt, scheint auch für andere Cölenteraten — soweit bekannt — zuzutreffen. Hydromedusen fressen relativ große Krebschen, Sagitten, aber selbst Fische können überwältigt und aufgenommen werden, nicht anders verhalten sich die Scyphomedusen (Acraspeden), und von den Actinien (unter den Anthozoen) dürfte wohl gelten, daß sie jede tierische Nahrung aufnehmen, deren sie nur habhaft werden können (Muscheln, Fische, verfüttertes Fleisch jeder Art).

Doch wurde öfters auch die Aufnahme oder Verdauung recht kleiner Wesen beobachtet, die aber vielleicht nur zufällig mit dem Wasser oder der Beute in das Schlauchinnere gelangt sind. Parker[3]) fand in den Entodermzellen von Hydra fusca Diatomeen (S. 222). Chapeaux[4]) sah solche in eben diesen Zellen der Siphonophoren. Ferner wurde die Verdauung kleiner Organismen bei der Saumqualle des süßen Wassers, Limnocodium[5]) (Euglena, Protococcus) und bei der acraspeden Meduse Aurelia aurita[6]) (z. B. Ceratien u. a.) beobachtet. Nur die Rhizostomen (R. pulmo) scheinen, nach v. Uexküll (siehe unter Nahrungsaufnahme), recht eigentlich für die Aufnahme kleiner Planctonorganismen eingerichtet zu sein, und bei manchen Steinkorallen, ja Actinien wurde die Einfuhr von Nahrungspartikeln durch Wimperschlag beobachtet.



a b

Fig. 38.

Cordilophora lacustris. a Ein Polyp (Hydrant) mit einer Mückenlarve im Gastralraum, b ein Polyp eine Mückenlarve fressend (n. Pauly aus Biedermann).

Von anderen Ernährungsarten haben wir nur die „Symbiose" mit gelben und grünen Algenzellen zu erwähnen (Zooxanthellen, Zoochlorellen), wenn es sich wenigstens um eine Form der

[1]) Downing, Science, N. S. Vol. 15, 1902, p. 523. Daß Fische als Nahrung in Betracht kommen, wurde auch von anderen Autoren beobachtet.

[2]) Pauly, Richard, Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise von Cordylophora lacustris Allmann. Inaug.-Diss. philos. Fak. Rostock 1901.

[3]) Parker, Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 20, 1880, p. 219.

[4]) Chapeaux, Arch. Zool. expér. (3) T. 1, 1893, p. 139.

[5]) Ray-Lankester, E., Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 21, 1881, p. 119.

[6]) Rauschenplat, E., Wiss. Meeresuntersuch. Bd. 5, 1901, S. 85 (n. Biedermann).

Ernährung in Wirklichkeit hier handeln sollte[1]). Derartige Algenzellen kommen vor in den Entodermzellen von Hydra viridis (Zoochlorellen), ferner bei Anthozoen und Scyphozoen (Zooxanthellen). In jüngster Zeit fand Hadži[2]) Zooxanthellen auch bei einem Hydroiden, Halecium ophiodes. Wieder tritt Brandt[3]) energisch dafür ein, daß Actinien und Hydren von den, in ihnen enthaltenen Algen, Nahrung beziehen. Belichtet bleiben sie in filtriertem Wasser länger am Leben als unbelichtet. Es sollen also auch hier die Algen den Überschuß ihrer Assimilate an die, sie beherbergenden Zellen abgeben. Greenwood (l. c.) führt auf das Vorhandensein der symbiotischen Ernährung den Umstand zurück, daß der Magen von Hydra viridis ganz besonders arm an Drüsenzellen ist; solche Tiere zu füttern sei stets mißlungen. Von anderer Seite jedoch wurde Nahrungsaufnahme durch Hydra viridis recht wohl beobachtet (Marshall u. a.). Die Meinung, daß die commensalen Algenzellen sich an der Ernährung des Wirtes beteiligen, ist nun keineswegs unbestritten. Jovan Hadži[4]) findet wohl, daß Hydra viridis eine größere Widerstandsfähigkeit gegen Kohlensäureatmosphäre aufweist als Hydra fusca (ohne Zoochlorellen). Allein wenn man Hydra viridis hungern läßt, „dann helfen ihr die Zoochlorellen gar nichts; sie lebt zwar sehr lange, zehrt aber von eigener Substanz“ (S. 40). Daß aber die Zooxanthellen der Actinien für diese nicht bedeutungslos sind, geht aus den Versuchen G. Bohns[5]) hervor. Anthea cereus stellt ihre mit Zooxanthellen besetzten Fangarme stets in einen bestimmten Winkel zur Richtung des einfallenden Lichtes, einen Winkel, der hauptsächlich von der Intensität des Lichtes (also auch von der Klarheit des Wassers) abhängt. Bei geringer Lichtstärke stellen sich die Arme senkrecht zur Lichtrichtung, bei großer Lichtstärke aber parallel.

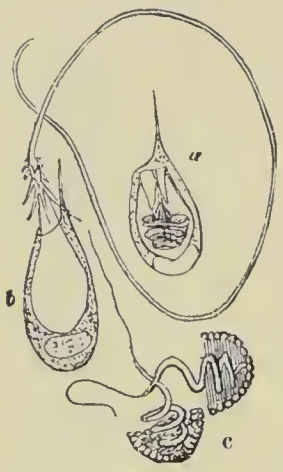


Fig. 39.

Nesselzellen der Cnidarien. a Zelle mit Cnidocil und einem in der Kapsel aufgerollten Nesselfaden, b Nesselfaden aus der Nesselkapsel hervorgeschleudert, an der Basis mit Widerhaken bewaffnet. c Klebzellen einer Ctenophore (aus Hertwig.)

[1]) Auf ein Beispiel von Parasitismus bei Cölenteraten (Mnestra parasites, Meduse) bei der Schnecke Phyllirhoe bucephalum (nacktkiemiger Opistobranchier), sei nur verwiesen.

[2]) Hadži, J., Biol. Zentralbl., Bd. 31, 1911, S. 85.

[3]) Brandt, Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 4, 1883, S. 191 u. a. O.

[4]) Hadži, J., Arch. Entw.-Mech. Bd. 22, 1906, S. 38. Weitere Literatur: Entz, G. Biol. Zentralbl. Bd. 1, 1882, S. 646, Bd. 2, 1882, S. 451; Ray-Lankester, E., Quart. Journ. micr. Sc. (Vol. 19, 1879) Vol. 22, 1882, p. 251. Geddes, P., Arch. Zool. expér. T. 10, 1882; L. v. Graff, Zool. Anz. Jahrg. 7, 1884, S. 520. — Withney, D. D., Artificial Removal of the Green Bodies of Hydra vir. Biol. Bull. Woods Hole Vol. 13, 1907. Trendelenburg, W., Versuche über den Gaswechsel bei Symbiose zwischen Alge und Tier. Arch. Anat. Physiol. physiol. Abt. 1909, S. 42 (Actinien). — Pütter, August, Der Stoffwechsel der Actinien. Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 12, 1911, S. 297 (S. 317). „Die Symbiose besteht also in ihren wesentlichen Zügen darin, daß die Actinie der Algen den Stickstoff zur Eiweißsynthese in Form von Ammoniak liefert und, besonders im Dunkeln auch stickstofffreie Kohlenstoffverbindungen als C-Quelle, die im Licht allerdings überflüssig sind, da die autotrophe Ernährung der Alge einsetzt. Die Alge liefert dagegen der Actinie gelöste Assimilate und deckt durch diese den ganzen Stickstoffbedarf des Tieres und, im Licht, auch den gesamten Kohlenstoffbedarf“. Im Dunkeln sollen (nach Pütters Lehre), N-freie organische Stoffe aus dem Seewasser resorbiert werden.

[5]) Bohn, G., C. R. Soc. Biol. Paris T. 61, 1906, p. 527 und anderen Orts (z. B. C. R. Acad. Sc. Paris T. 147, 1908, p. 689).

Die Sauerstoffmenge, welche die Actinie durch ihre Zooxanthellen abzugeben vermag, ist sehr beträchtlich; möglich, daß — wie Hadži meint — es der Actinie auf Sauerstoffgewinnung durch die Algen ankommt.

B. Nahrungsfang und Aufnahme bei den Cölenteraten.

Wie schon angedeutet, haben wir eine Reihe verschiedenartiger Organe des Nahrungsfanges kennen zu lernen: 1. Nessel- und Klebzellen. 2. Greifarme, 3. Fang- oder Senkfäden[1]). Die Leistungen des Mundes beim Ergreifen der Nahrung werden uns bei alledem auch kurz zu beschäftigen haben: Sie sind naturgemäß umso bedeutungsvoller, je geringer die Hilfe ist, welche hierbei die anderen Organe gewähren. 4. Endlich werden wir die Fangvorrichtungen solcher Cölenteraten kennen lernen, die von kleinen Nahrungspartikeln leben.

1. Die Nesselzellen[2]) oder Cnidoblasten (Fig. 39) sind dem Ekto- oder Entoderm angehörige Zellen, welche eine hohle, ovale bis zylindrische Blase umschließen, die eigentliche Nesselkapsel (Cnide). Diese Kapsel enthält neben einem homogenen Sekret (Gift), einen spiralig aufgewundenen Faden (Fig. 39a), der bis 20- und mehrmal länger sein kann, als die ganze Nesselzelle. Er ist am Ende zugespitzt. Dieser „Faden" ist nun in Wirklichkeit nichts weiter als ein dünner schlauchförmiger Fortsatz der Kapselwand, der aber „handschuhfingerartig" in das Innere der Kapsel eingestülpt ist. Den Übergang von der Kapselwand zum Schlauch bildet ein dickerer zylindrischer Teil, der Achsenkörper, der durch ein konisches Zwischenstück in den Faden übergeht; beide sind in der Ruhe gleichfalls eingestülpt. Der „Faden" kann nun ausgestülpt werden, gleich wie man die Finger eines Handschuhs, die beim Abstreifen eingezogen wurden, in die normale Lage bringt. Schlauch und Zwischenstück sind auf der Seite, die im ausgestülpten Zustande außen liegt mit Widerhaken (Borsten) und „Stiletten" versehen. Der Achsenkörper mit seinen Stiletten fehlt manchen Nesselkapselarten, doch können wir uns auf eine Beschreibung dieser abweichend gebauten Cniden nicht einlassen. Im Ruhezustand ist die Kapsel da, wo der Achsenkörper ihr aufsitzt, gegen das Plasma der Bildungszelle durch einen Deckel abgeschlossen. Ferner finden wir um die Nesselkapsel von seiten der Nesselzelle eigenartige längsverlaufende kontraktile Fibrillen ausgebildet[3]).

Die Entladung der Nesselkapsel. Jede Nesselzelle ist ein Apparat für sich, fähig, entsprechende Reize mit Ausschleuderung des Fadens und des Giftes zu beantworten; ein Fortsatz der Nesselzelle, das Cnidocil, dient, den Reiz aufzunehmen und auf die Kapsel zu übertragen. Als Reiz kommt vornehmlich die Berührung mit lebenden Wesen in Betracht. Sandkörner und andere rein mechanische Reize bringen sie nicht zur Entladung (v. Lendenfeld[4]), S. 368. Jennings). Die Nesselkapseln sind innerviert (siehe Nervensystem), stehen also unter-

[1]) In den meisten, doch nicht in allen Fällen sind Greifarme und Fangfäden auch morphologisch von einander wohl unterschieden. Wir beschränken uns aber auf die physiologische Charakterisierung dieser Organe.

[2]) Der Bau dieser Gebilde zeigt im einzelnen bei verschiedenen Arten große Mannigfaltigkeit, ja bei ein und demselben Tiere kommen oft verschiedene Arten von Nesselkapseln vor.

[3]) Will, L., Über das Vorkommen kontraktiler Elemente in den Nesselzellen der Cölenteraten. Rostock Warkentien, 1909; Toppe und andere.

[4]) v. Lendenfeld, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 38, 1883, S. 354.

einander und wohl auch mit anderen Sinneszellen in Verbindung. Das hat zur Folge, daß sie auch dann in großen Mengen zusammenwirken, wenn nur wenige von dem wirksamen Reize getroffen wurden[1]).

Über die Mechanik der Explosion (Fig. 40) unserer Nesselkapseln sind sich die Forscher nicht einig. So müssen wir uns auf das einigermaßen Gesicherte beschränken. Die kontraktilen Längsfasern üben auf den, vom Cnidocil kommenden Reiz hin, plötzlich einen starken Druck auf die Nesselkapsel aus, durch den der Deckel von der Kapsel gesprengt und wohl zugleich auch Achsenkörper und konisches Zwischenstück ausge-

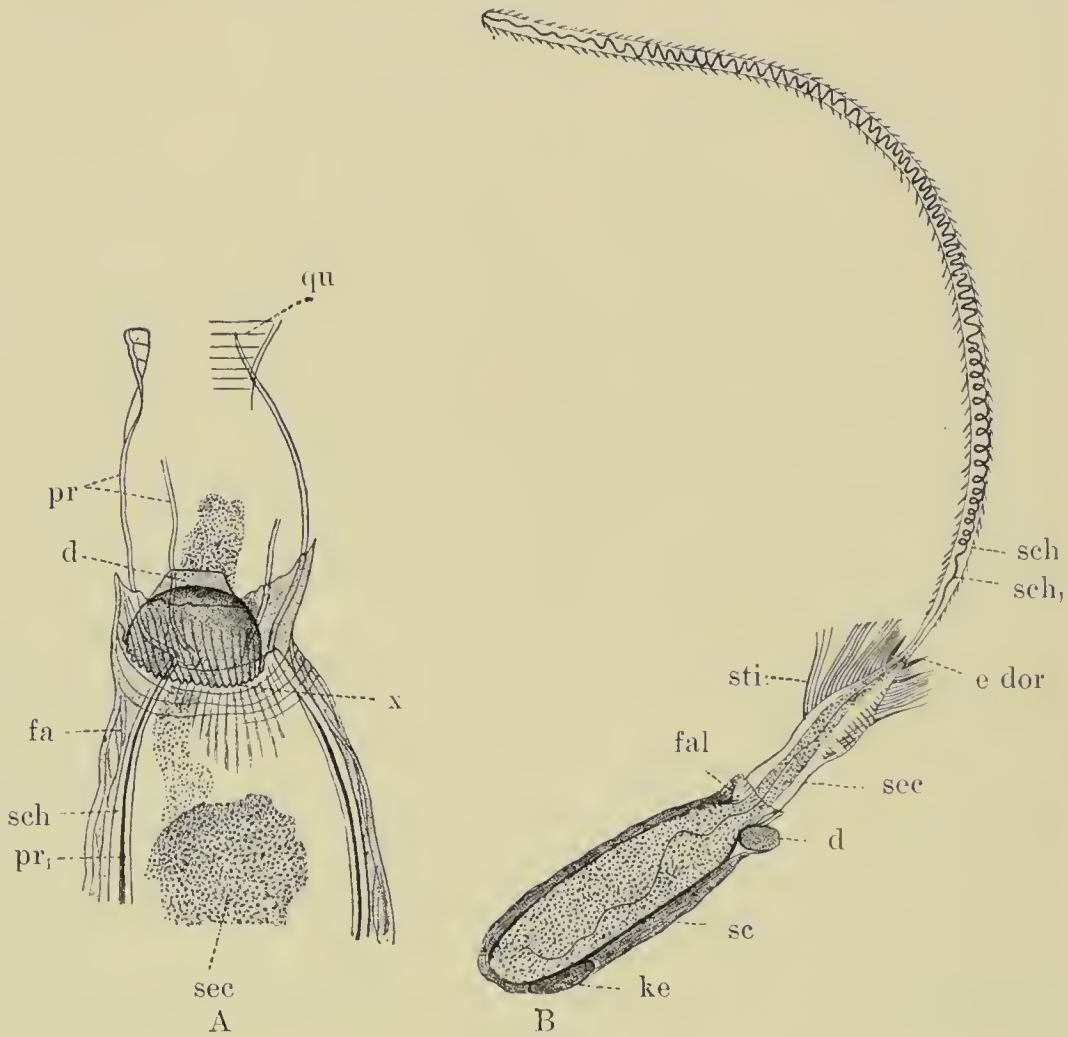


Fig. 40.

Athorybia rosaeea, entladene Cniden. sch Außenschlauch, sch$_1$ Innenschlaueh, qu quere Falten an den Spiralstreifen (pr), sti Stilette, e dor Enddornen, d Deekel, fal gefältete Membran, x Sprenglinie derselben, sec Sekret, se Sklera, pr$_1$ Kapselpropria, se Sarc, ke Kern, fa Sarefaden (aus K. C. Sehneider).

stülpt werden. Nun vermag Wasser, wie man glaubt, durch die Wand des Achsenkörpers (Toppe) in die Kapsel einzudringen: das Sekret in der Kapsel quillt enorm auf und die Explosion erfolgt. Zugleich ergießt sich das Sekret durch den Faden, aus dem es an der Spitze und seitlich austritt, in die vom Faden angebohrte Beute[2]).

[1]) v. Lendenfeld, l. e. S. 369; Zoja, R., Zool. Anz. Bd. 15, 1892, S. 241; Wolff, Max Zeitsehr. allg. Physiol. Bd. 3, 1903, S. 191.

[2]) Toppe Otto, Untersuehung über den feineren Bau der Nesselzellen der Cnidarier. Inaug.-Diss. phil. Fak. Rostoek 1910; Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 29, 1910 S. 191; ferner Will, l. e.; K. C. Sehneider, Lehrbueh vergl. Histol.; Iwanzoff, N., Bull. Soe. Natural. Moseou. 1896; Chun, C., Zool. Anz. Jahrg. 4, 1881, S. 646 und andere.

Das Eindringen des Nesselfadens in die Beute. Toppe[1]) hat genauere Untersuchungen darüber veröffentlicht, wie der Nesselfaden in den Körper der Beute dringen kann, zumal wenn hierbei ein Chitinpanzer durchschlagen werden muß. Die Stilette spielen hierbei die Hauptrolle. Sie treten ja zuerst nach aussen, auch sind sie genau so lang, daß sie die Stelle des Beutetieres treffen müssen, die mit dem Cnidocil in Berührung kam. In das entstandene Loch dringt der Faden; er selbst ist zwar ohne Bohrvermögen, doch hat es den Anschein, als besitze das seitlich aus dem Faden austretende Sekret die Fähigkeit, das Chitin zu lösen. Oft gelingt es dem Faden trotzdem nicht, in die Weichteile des gefangenen Tieres zu gelangen. Aber durch die Klebrigkeit des Sekrets ist er derart an diesem Tiere befestigt, daß die Tentakeln es zum Munde führen können. Es gibt übrigens besondere Nesselkapseln, die gegen stark behaarte Beute in Anwendung kommen (Hydra). Sie sind ganz außerstande einen Chitinpanzer zu durchschlagen (ohne Stilette), legen sich aber spiralig um die einzelnen Haare des zu fangenden Tieres, dieses an den Tentakeln fixierend. Dringt der Faden der, mit Stilett versehenen Cniden in die Beute ein, so entleert sich der Kapselinhalt, das Gift.

Die Art und Wirkungsweise des Giftes. Das Gift dient sowohl als Mittel, die Beute[2]) zu lähmen, als dazu, Feinde fernzuhalten. So gelang es Ch. Richet[3]) in dem Nesselkapselsekret verschiedene giftige Prinzipien festzustellen, die obigen Anforderungen zu genügen, offenbar berufen sind. Richet (und z. T. Portier) findet 1. „Hypnotoxin“: Es wirkt spezifisch auf das zentrale Nervensystem und ruft, ohne bemerkenswerte lokale Erscheinungen zu bedingen, Lähmung hervor. Tauben, denen das von der Siphonophore Physalia stammende Gift injiziert wurde, erscheinen bald, bei herabgesetzter Sensibilität, somnolent und gehen infolge von Atemlähmung zugrunde. „Hypnotoxin“ dürfte wohl hauptsächlich die Lähmung der Beute bedingen.

Daneben fand Richet ein, Jucken erzeugendes Gift („Thalassin“) und endlich eine dritte, lokale Entzündungserscheinungen verursachende Substanz („Congestin“). Diese beiden letzteren Gifte dürften (neben dem Hypnotoxin) wohl hauptsächlich als Schutzwaffe in Betracht kommen. Der brennende Schmerz, den Berührung mit Cölenteraten, insbesondere mit Siphonophoren bedingt, ist allbekannt.

Nur den Rippenquallen (deren Zugehörigkeit zu den Cölenteraten allerdings sehr zweifelhaft ist), fehlen die Nesselorgane; an ihre Stelle treten „Greifapparate“, nämlich halbkugelige Zellen, die in einen spiralig gewundenen Stiel auslaufen, mit dem sie auf der Achse der Tentakeln festsitzen (Fig. 39). Die außen liegende Halbkugeloberfläche ist mit sog. Klebkörnern überzogen. Die Kleinheit der Gebilde wird durch ihre große Zahl ausgeglichen, so daß sie einen sehr wirksamen Fangapparat darstellen[4]). Die kontraktile Spiralfaser soll die Bedeutung haben, den Fluchtbewegungen der Beute nachgeben zu können, um sie (die Beute) später an das Epithel heranzuziehen.

[1]) Toppe, Otto, Zool. Anz. Bd. 33, 1908, S. 798.

[2]) Man beachte, daß Parker für die Actinien fand, daß Nahrungsobjekte die Nesselkapseln nicht zur Entladung bringen (Bull. Mus. comp. Zool., 1896).

[3]) Richet, Ch., C. R. Acad. Sc. Paris T. 134, 1902, p. 247 (mit P. Portier); ferner (allein) in C. R. Soc. Biol. Paris T. 57, 1904, T. 58 1905, an verschiedenen Stellen; Arch. ges. Physiol. Bd. 108, 1905 S. 369 u. a. O.

[4]) Hertwig, R., Jena. Zeitschr. Nat. Bd. 14, 1880, S. 313; K. C. Schneider, Lehrb. vergl. Hist. Jena, Fischer, 1902.

2. Nahrungsaufnahme durch Mundfangarme. (Hydroidpolypen, manche craspedote und acraspede Medusen, Anthozoen). Mundfangarme sind sehr verbreitet, so bei den Hydroidpolypen, den Anthozoen und als Mundlappen bei Scyphomedusen, oder als „Mundgriffel" bei vielen Saumquallen. Viele craspedote Medusen haben allerdings nur die am Rande befestigten Fangfäden, mit denen wir uns später beschäftigen. Die Fangarme (im wesentlichen bei Hydroidpolypen und Actinien) sind Zapfen, die durch Längs- und (bei den Hydroidpolypen fehlende) Zirkulärmuskulatur allseitig beweglich sind. Voraussetzung solch einer Bewegung ist eine relativ feste, dabei der Allgemeinverkürzung wegen nachgiebige Stützachse. Bei manchen Formen sind die Tentakeln hohle Schläuche, deren Lumina, gleich Blinddärmen, mit dem Magenraum zusammenhängen. Im Magenraum befindet sich stets Flüssigkeit unter Druck, die demnach auch in den Fangarmen nicht fehlt, ihnen Turgor, Versteifung verleihend (Actinien etc.). Die Tentakeln vieler Hydroidpolypen sind nicht hohl. Ihr Entoderm stellt „einen soliden einreihigen, sich nach oben verjüngenden Zellzapfen vor, von chordaähnlichem Aussehen"[1]) (Fig. 41). Diese Zellen sind bei Tentakelverkürzung flachscheibenförmig, werden länger und kleiner an Durchmesser, (gestreckt zylindrisch), wenn die Längsmuskeln der Tentakeln erschlaffen. So bewirkt hier die Reihe von Entodermzellen das Ausstrecken der Fangarme, das z. B. bei den Actinien der Ringmuskulatur zuzuschreiben ist.

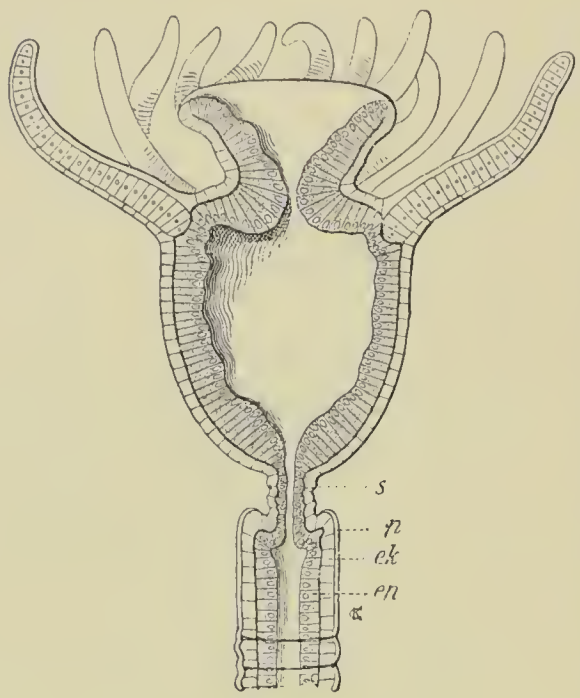


Fig 41.

Eudendrium ramosum. en Entoderm, ek Ektoderm, p Periderm, s Stützlamelle (aus Hertwig).

Solche Tentakeln, gereizt durch die Nähe der Beute, schlagen nach dieser hin, entladen (bei vielen Formen, nicht aber bei Actinien) die Nesselkapseln; durch das Gift wird das erjagte Tier gelähmt, oft durch rankenartiges Umwinden, oder durch klebrigen Schleim (Actinien) festgehalten, und dem Munde zugeführt. Der Mundkegel wird vorgestreckt, der Mund erweitert sich der Größe der Nahrung entsprechend, zuweilen enorm, so daß er über das Beuteobjekt gestülpt, über es gezwängt wird[2]). Oder aber, der Mund stülpt seine Lippen aus, welche die Beute ergreifen, und dem Schlunde zuführen (Jennings bei Actinien). Die Sinneszellen, welche alle diese Bewegungen auslösen, liegen auf den Fangarmen. Die Umgebung des Mundes ist nach Nagel[3]) für die in Betracht kommenden Nahrungsmittel unempfindlich, während die entsprechende Reizbarkeit der Fangarme sich leicht zeigen läßt. Der Komplex von Bewegungen, der zum Fang und zur Aufnahme der Beute

[1]) Pauly, R., Bau und Lebensweise von Cordylophora lacustris. Inaug.-Diss. phil. Fak. Rostock 1901, S. 33. (P. denkt an die Chorda von Amphioxus!) Ähnliches bei vielen Hydroidpolypen.

[2]) Greenwood, M., Journ. Physiol. London Vol. 9, 1888, p. 317.

[3]) Nagel, Arch. Ges. Physiol. Bd. 57, 1894, p. 495.

führt[1]), wird eingeleitet durch die von der Beute an das Wasser abgegebenen, löslichen Stoffe, Stoffwechselprodukte mannigfacher Art, wie z. B. die „Extraktivstoffe" des Fleisches. Eine Actinie, die ausgelaugte Fischstücke verweigert, nimmt Fließpapier auf, wenn man es mit den Substanzen tränkt, die man aus dem Fisch ausgelaugt hat. Statt dieser kann man auch (Liebigs) Fleischextrakt nehmen[2]).

Ob den niedriger organisierten Cölenteraten ein gleicher fein eingestellter Reaktionsmechanismus (Wahlvermögen) zukommt, ist nicht genau

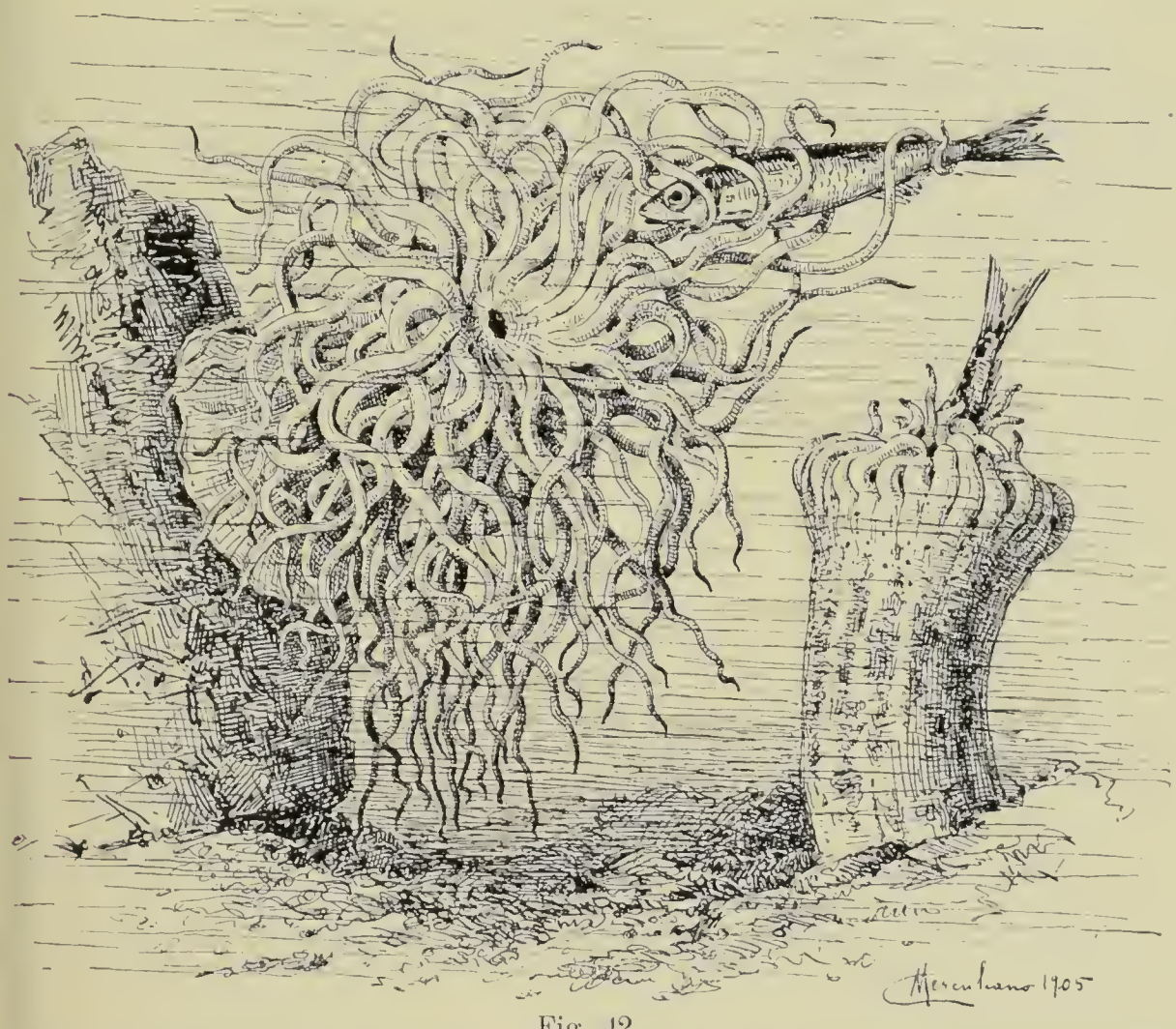


Fig. 42.

Seerose (Anemonia suleata Penn), einen Fisch mit den Fangarmen packend (links) und in den Darmraum einführend (rechts) (aus Hesse-Doflein).

zu sagen. Daß aber wesentliche Unterschiede nicht zu erwarten sind, lehren die Versuche Hadžis[3]), dem es nicht gelang, Hydren mit Stärke

[1]) Die nervenphysiologische Analyse dieser Erscheinungen und weitere Einzelheiten lernen wir im Kapitel Nervensystem kennen.

[2]) Nagel, l. c.; Loeb, J., Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie etc. Leipzig, J. A. Barth, 1899. (Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere I. Würzburg, G. Hertz, 1891. Arch. ges. Physiol. Bd. 59, 1895. Siehe auch Uexküll, J., Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin, J. Springer, 1909. Bull. Inst. Océanogr. Monaco 1909. Jennings, Journ. exper. Zool. Vol. 2, 1905, p. 447 (Stoichactis heliantlus).

[3]) Hadži, Arch. Entw.-Mech. Bd. 22, 1906, S. 38. Jennings (Das Verhalten der niederen Organismen, Deutsch v. Mangold, Leipzig, Teubner 1910, S. 338 ff.) beschreibt gleiches Verhalten wie bei den Actinien, für Hydra. Siehe den dritten Band dieses Buches.

zu füttern und ferner diejenigen von H. S. Pearse[1]). Dieser Forscher wies bei Tubularia crocea, wenigstens für den distalen (oberen) Tentakelkranz (außer welchem es noch einen proximalen gibt) und den Mundkegel nach, daß sie durch Extraktivstoffe des Fleisches reizbar sind. Die distalen Tentakel schlagen dem Fleische zu, und der Mundkegel folgt der Bewegung. Haben die Tentakel das Fleisch gepackt, so schließen sie sich um den Mund zusammen, ihm die Beute übergebend. Auch die proximalen Tentakel beteiligen sich am Beutefang, aber nur auf Grund mechanischer Reize.

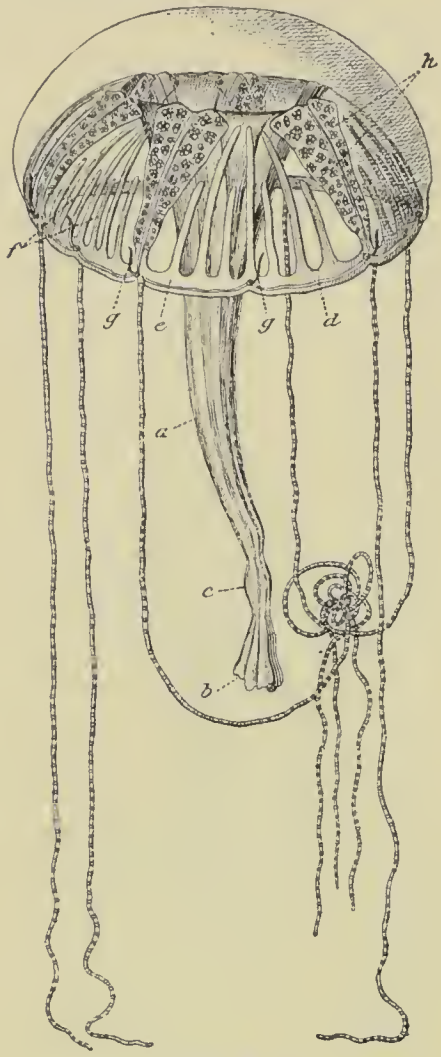


Fig. 43.

Carmarina hastata, etwas verkleinert. *a* Magenstiel, *b* Mund, *c* Magen, *d* Nervenring, *e* Gefäßring, *f* Centripetalkanäle, *g* Mantelspangen, *h* Geschlechtsorgane (aus Leunis, Ludwig).

3. Nahrungsfang und Aufnahme bei Formen mit Fangfäden. (Saumquallen, manche Lappenquallen, Siphonophoren, Rippenquallen, Figg. 43—45).

Äußerlich unterscheiden sich die Fangfäden von den Tentakeln schon durch ihre Stellung. Sie sind nicht kranzförmig um den Mund angeordnet, sondern bei den Medusen am Schirmrand angebracht. Bei den Siphonophoren entspringen die Fangfäden je in der Nähe der Basis eines Freßpolypen (oder eines mundlosen Polypen, eines sog. Tasters). Die Seitenäste des Fangfadens heißen „Senkfäden"; sie pflegen mit Auftreibungen zu enden, denen man ihres Nesselkapselreichtums wegen den Namen Nesselknöpfe (Fig. 44 II) gegeben hat. Bei den tentakelführenden Rippenquallen (Tentaculata) entspringen die „Tentakeln" in beträchtlicher Entfernung vom Munde aus besondern eingestülpten Taschen, den Tentakeltaschen. Die Oberfläche dieser Fäden wird größtenteils aus den uns bekannten Klebzellen gebildet.

Funktion der Fäden. Die Muskulatur der Fäden folgt der Hauptsache nach ihrer Längsachse. Erschlafft sie, so sinken die Fäden, einer Angelschnur vergleichbar, tief ins Wasser. Ein aktives Verlängerungsvermögen, vergleichbar demjenigen der (Actinien-)Tentakeln, geht diesen Fäden ab (Carmarina, Gonionemus). Stößt nun ein Beuteobjekt an solch einen Faden, so verursacht der chemische Reiz, den es ausübt, auch bei den Hydromedusen (Carmarina) ein Klebrigwerden: die Beute bleibt haften. Zugleich aber bedingt der Reiz, den diese ausübt, eine schnelle oft korkzieherartige Einziehung des Tentakels: Angelschnur mit Beute wird aufgezogen. Die Erregung aber pflanzt sich auf das Mundrohr, das frei von der scheibenförmigen Meduse nach unten hängt, fort. Auf Grund bestimmter Gesetze bewegt sich der Mund dem im Fangen glücklichen Tentakel zu und nimmt die Beute entgegen[2]). Bei Medusen, die noch

[1]) Pearse, Americ. Naturalist Vol. 40, 1906, p. 401.

[2]) Die Funktion der Fangfäden von Carmarina und Gonionemus nach Nagel, Arch. ges. Physiol. Bd. 57, 1894, S. 495; Bethe, A., Allgemeine Anatomie und Physio-

besondere Mundfangarme besitzen, haben diese die Aufgabe, dem Munde die Nahrung zu übermitteln. Fehlen sie, so müssen Mundstiel und auch der Mund selbst eine große Beweglichkeit besitzen, um die erhaschten Tiere ihrerseits zu ergreifen. Das gilt auch für die Freßpolypen der Siphonophoren, deren Mundfortsatz denn auch rüsselartig verlängert (wie bei den Medusen) ist, und eine außerordentliche Beweglichkeit und Kontraktilität zeigt [1]). Ob die Fang- und Senkfäden auch dieser Tiere auf chemischen Reiz hin klebenden Schleim absondern, wissen wir nicht, jedenfalls aber haftet die Beute derart fest an den Fäden, daß nicht selten der Freßpolyp ein Stück des Fangfadens mitverschluckt (Schäppi).

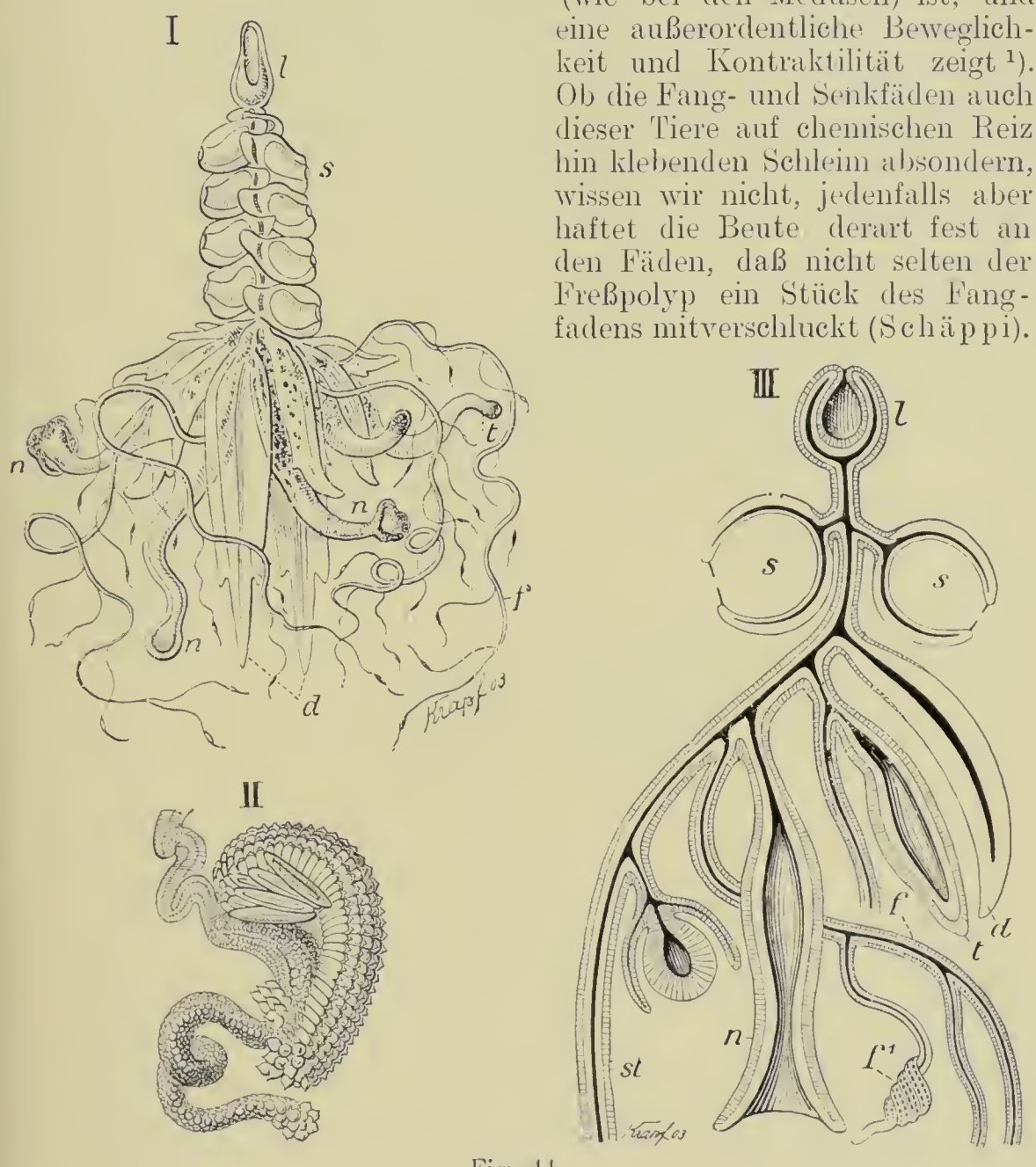


Fig. 44.

Anatomie der Siphonophoren. I Natalio loligo (nach Haeckel). II Nesselkopf von Sphenoides (nach Haeckel) stärker vergrößert. III Schema einer Physophore, Ektoderm schraffiert, Entoderm hell. Gastrokanalsystem schwarz. l Luftflasche, s Schwimmglocke, d Deckstück, t Taster, f Fangfaden mit Nesselknöpfen f^1, n Freßpolyp, Gonophore ohne Bezeichnung (aus Hertwig).

logie des Nervensystems. Leipzig, G. Thieme 1903, S. 110; Yerkes, Amer. Journ. Physiol. T. 6, 1902, p. 434 (T. 7, 1902) (Gonionemus murbachii); v. Uexküll, Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin, J. Springer 1909, S. 87. Weitere Einzelheiten siehe Jennings l. c. 1910 und Bd. 3 dieses Buches.

[1]) Schäppi, Theodor, Zur Biologie der Siphonophoren. Mitt. nat. Ges. Winterthur 1899.

Die Klebvorrichtungen der Rippenquallen erwähnten wir verschiedentlich. Die Randtentakel der Scyphomedusen dürften bei der Nahrungsaufnahme nur dann eine besondere Rolle spielen, wenn sie hierzu lang genug sind (z. B. bei Pelagia noctiluca). Meist dürften die Scyphomedusen ihre Beute mit den „Mundlappen" ergreifen. —

4. Die Aufnahme von Nahrungspartikeln. a) Die Rhizostomen (Fig. 46). Statt der 4 Mundfangarme anderer Scyphomedusen, finden wir hier deren 8. (Spaltung der ursprünglichen 4 Arme). Diese 8 Mundarme haben je einen Längskanal, der proximal mit dem Magenraum der Meduse kommuniziert, distal aber, durch eine große Anzahl feiner Öffnungen auf der Armoberfläche nach außen mündet. Dieser Längskanal entsteht, zunächst als Rinne, durch eigentümliche Einfaltung des Armes. Dann legen sich die gelappten Ränder der Rinne aneinander, und verwachsen bis auf jene feinen Öffnungen. Während nun, wie gesagt, der Magenraum mit den Armkanälen in Verbindung tritt, schließt sich der Mund, durch Verwachsung vollkommen. Wir haben hier eine Einrichtung, die gewissermaßen an die Spongien erinnert. Statt des einen großen Mundes, geeignet, große Nahrung zu schlucken, haben wir hier viele Öffnungen, auf große Oberfläche verteilt, deren Bedeutung es ist, dem umgebenden Wasser große Mengen kleiner Nahrungsbestandteile zu entnehmen. Freilich sind die Kanäle mit ihren Öffnungen nicht wie bei Spongien eng. Ihre Bedeutung ist offenbar weniger, große Nahrungskörper fern zu halten, als die Einströmöffnung auf möglichst große Oberfläche zu verteilen, ohne doch die Verbindung zwischen Magen und Außenwelt übermäßig zu vergrößern. Die Rhizostomen (Rhizostoma pulmo) leben an der Oberfläche des Meeres meist so eingestellt, daß der Gallertschirm nach oben gerichtet ist, die Arme mehr oder weniger senkrecht nach unten hängen. Durch rhythmische Zuckungen der Glocke, deren Schlag nach unten wirkt (siehe Nervenphysiologie), hält sich das Tier oben, zugleich aber wird bei jedem Schlag der Magen erweitert: Denn bei solch einem Schlage schießt die Meduse ein Stück nach oben, eine Bewegung, der das System der Arme, der Trägheit und Wasserreibung wegen, nicht sofort folgt. Der Abstand zwischen Armen und Gallertschirm vergrößert sich, d. h. aber der zwischen beiden befindliche häutige Magen dehnt sich aus, muß sich mit Wasser füllen. Die Arme aber sind durch elastische Spangen an der Schirmgallerte befestigt, Spangen, welche die normale Lagebeziehung zwischen Armen und Schirm wiederherstellen, sobald der Schlag beendet ist, den Magen also entsprechend verkleinern und das Wasser teilweise wieder nach außen pumpen. Ein Aufsuchen von Nahrung ist bei Rhizostoma pulmo nicht nachzuweisen [1]).

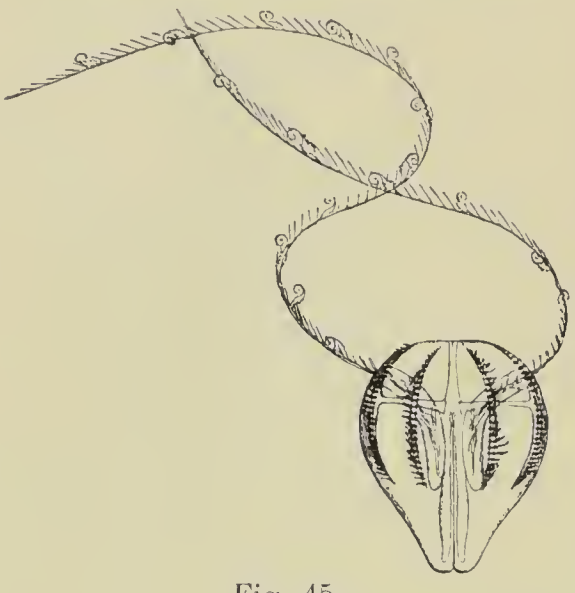


Fig. 45.
Hormiphora plumosa (Habitusbild nach Chun aus Hertwig).

[1]) v. Uexküll, J., Mitt. Zool. Stat. Neapel Bd. 14, 1901, S. 620. Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin, J. Springer, 1909, S. 77 ff.

Nach Hamann[1]) dürfte es vorkommen, daß ansehnlichere Tiere, kleine Kruster oder Fische in die Mündungen der Armkanalzweige gelangen. Diese trichterförmigen Mündungen („Trichterkrausen") sind sehr bewegungs- (erweiterungs- etc.) fähig, und mit kleinen Tentakelchen versehen („Digitellen"). Hierdurch sollen sie imstande sein, polypenartig jene größere Beute zu ergreifen. Innerhalb der Mündungstrichter nun wird derartige Beute verdaut, der entstehende Brei wird durch Flimmerschlag oder muskulöse Bewegung der Kanäle dem Magen zugeführt, ausgedaute Skelette und andere Reste nach außen entleert.

Halbverdaute Tiere wurden außer von Hamann auch von Grenacher und Noll (bei Crambessa) in den Kanalmündungen gefunden. Doch halte ich diese Art der Ernährung für eine mehr gelegentliche.

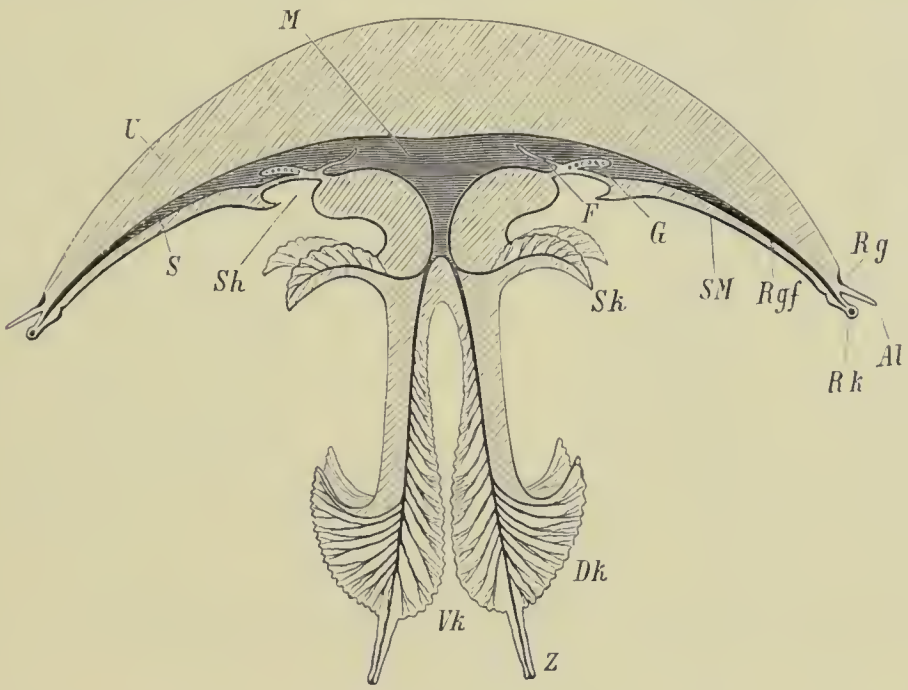


Fig. 46.

Schematischer Längsschnitt durch eine Wurzelqualle (Rhizostoma). U Gallertschirm oder Umbrella, M Magenraum, S Subumbrella, G Genitalband, Sh Subgenitalhöhle, F Filamente, SM Subumbrellare Muskulatur, Rgf Radiärgefäße, Rk Randkörper, Rg Sinnesgrube, Al Decklappen des Sinneskolbens, Sk Schulterkrausen, Dk Dorsalkrausen, Vk Ventralkrausen der acht Arme, Z ihre Endzapfen (aus Claus).

Nach dem, was wir von v. Uexküll hörten, ist Rhizostoma (pulmo) im wesentlichen für die Aufnahme kleiner Nährkörper eingerichtet. Gelegentlich einer nervenphysiologischen Untersuchung an Rhizostoma pulmo und Rhizostoma octopus, habe ich bei vielen Exemplaren die Anwesenheit größerer Tiere in den Kanalmündungen nicht feststellen können. Fütterungsversuche mit solchen schlugen fehl. —

b) Neben den Rhizostomen gibt es noch andere Partikelfresser unter den Cölenteraten, die zur Aufnahme solcher Körperchen mit besonderen Einrichtungen versehen sind. Bei Protanthea (Actiniaria) z.B., handelt es sich nach Oskar Carlgren[2]) um die Wirkung von Flimmern, die, über den ganzen Körper verbreitet, alle Teilchen, welche auf diesen treffen, dem Munde zuführen. Auch der Schlund trägt (bei anderen Actinien hauptsächlich in ein bis zwei besonderen Rinnen, den Siphono-

[1]) Hamann, Jenaer Zeitschr. Nat. Bd. 15, 1881, S. 278.
[2]) Carlgren, Biol. Zentralbl. Bd. 25, 1905, S. 308.

glyphen [1]), Cilien, deren Schlag dem Magen zu gerichtet ist. Ähnliche Ernährung soll bei Metridium und Sagartia vorkommen. Doch dürfte die Aufnahme großer Beute nebenher auch bei diesen Formen stattfinden, während wiederum bei anderen der Flimmerschlag bei der Nahrungsaufnahme keine Rolle spielt (z. B. Tealia). Interessant ist, daß bei den Steinkorallen Fungia und Favia neben dem Wimperschlage, Schleimsekretion in den Dienst der Aufnahme kleiner Partikel tritt, wie wir das, in anderer Weise, bei anderen Tieren (Ascidien, Brachiopoden, etc.) kennen lernen werden. Bringt man Nährpartikel auf die Oberfläche, z. B. von Favia, so beobachtet man gesteigerte Schleimsekretion. Der Mund öffnet sich und die Cilien des Schlundes erzeugen einen, dem Magen zu gerichteten Wasserstrom, der die Schleimfetzen samt Nahrung mit sich reißt [2]).

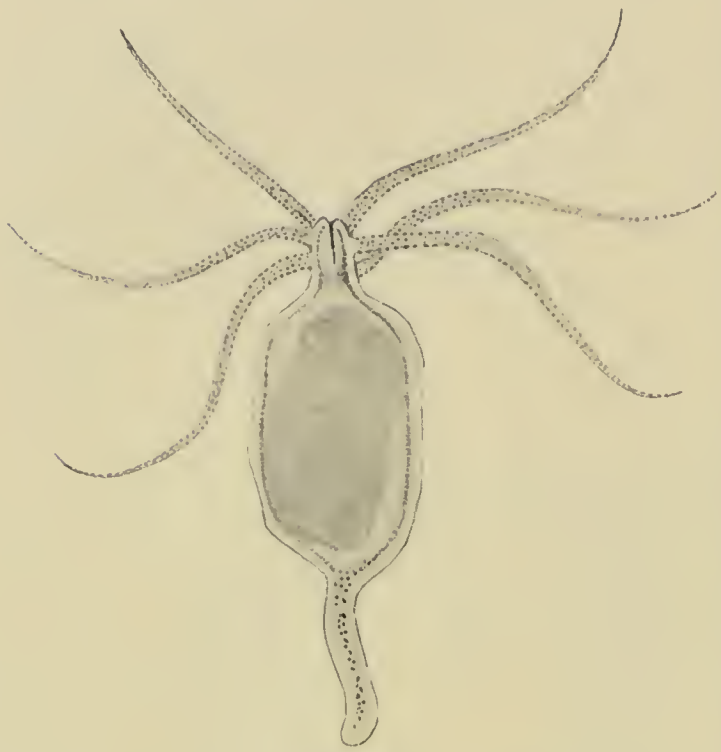


Fig. 47.

Hydra fusca mit einem im Magen eingeschlossenen Nahrungskörper (nach Greenwood aus Biedermann).

C. Die Beziehungen zwischen Bau und Leistungen der Verdauungsorgane: Phagocytose.

Es darf heute als feststehend gelten, daß die Ernährung aller Cölenteraten durch Phagocytose vor sich geht. Das heißt Partikel, welche in den Darmraum eingedrungen sind, oder daselbst durch Zerfall der großen Beute entstehen, werden von den Freßzellen aufgenommen und in ihrem Innern, gleich wie in einem Protozoon verdaut. Diese Freßzellen, die meist mit plasmatischer Beweglichkeit ausgestattet sind, bilden den Hauptbestandteil des den Darmraum auskleidenden Epithels. Die Tatsache, daß die Entodermzellen, und zwar zunächst bei Siphonophoren, amöboide Bewegung haben und kleine Körperchen amöboid aufzunehmen vermögen, wurde von C. Claus [3]) entdeckt, und später von einer ganzen Anzahl von Autoren bei vielerlei Arten bestätigt [4]). Der Nachweis dieses

[1]) Der (ektodermale) Sehlund der Anthozoen ist oval oder spaltförmig. An einem oder beiden Enden des Spalts (Ovals) befindet sich eine Längsflimmerrinne. (Siphonoglyphe).

[2]) Duerden, J. E., Quart. Journ. mier. Se. Vol. 49, 1906, p. 591. Siehe auch Parker, G. H., The Reversal of the Effective Stroke of the Labial Cilia of Sea-Anemones by Organic Substances. Amer. Journ. Physiol. Vol. 14, 1905, Nr. 1 (S. A.). (Versuche mit Creatin.)

[3]) Claus, Schriften zoolog. Inhalts. Wien, W. Manz, 1874; Arb. zool. Inst. Wien. Triest. T 1, 1878, beides nach Claus (Zool. Anz. Jahrg. 4, 1881, S. 116) zitiert (Forsealia, Apolemia, Hippopodius, Halistemma).

[4]) Parker, Jeffery, T., (Hydra fusca), Quart. Journ. mier. Se., N. S., Vol. 20, 1880, p. 219 (Proc. R. Soc. 1880); Metschnikoff, Elias, Zool. Anz. Jahrg. 3, 1880,

Vorgangs ist einfach (z. B. bei Actinien mit Carminpulver) und jeder kann sich leicht von der Richtigkeit dieser Angaben überzeugen.

Um dem Leser die Übersicht zu erleichtern, wollen wir hier schon feststellen, daß große Beuteobjekte dieser Phagocytose dadurch zugänglich gemacht werden, daß sie durch ein Sekret besonderer Drüsenzellen, oberflächlich verdaut, in kleine phagocytierbare Partikel verwandelt werden. Die Drüsenzellen scheinen nicht auf das ganze Entoderm verteilt zu sein, sondern sich oft auf den Teil des Darmraumes zu beschränken, in dem eben die Verarbeitung der großen Beute vor sich geht, und der von manchen Autoren den Namen „Magen" erhielt. Während nun der chemische Teil der Verdauung, außerhalb und innerhalb der Zelle, einheitlich genug ist, um für alle Cölenteraten gemeinsam behandelt zu werden, bietet Ort und Art der Phagocytose, ferner überhaupt der Bau des phagocytenbesetzten Entodermraumes soviel des Mannigfaltigen, daß wir uns diese Dinge bei einigen wichtigen Gruppen im einzelnen ansehen müssen.

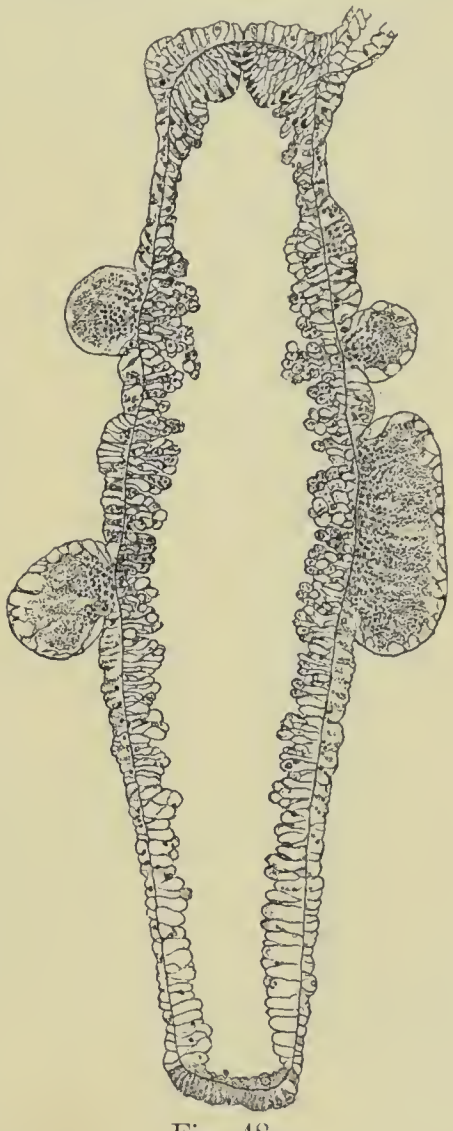


Fig. 48.

Hydra fusca. Längsschnitt. Im Innern das Entoderm, außen das Ektoderm mit dem Hoden, dazwischen die Stützlamelle. Oral ist der Mund nicht getroffen, ein Tentakel seitlich angeschnitten. Die Fußscheibe durch dunklere Färbung charakterisiert (aus K. C. Schneider).

I. Die Hydrozoen.

1. Polypen, a) Hydra (Figg. 47, 48). Der Darmraum der Hydroidpolypen ist einfach gestaltet; ein Schlauchinneres, das sich bei Formen mit hohlen Tentakeln (Hydra), wie wir sahen, in diese erstreckt. Trotzdem sind auch hier nicht alle Teile einander gleich. Greenwood[1]) unterscheidet einen zentralen Magen, d. i. der Teil des Schlauches, der sich dem Munde anschließt, und in welchen ausschließlich große Beute aufgenommen werden kann. In ihm finden wir an verdauenden Zellelementen: Phagocyten und Drüsen. In den „Fuß" der Hydra, sowie in die Tentakeln gelangt große Beute nie. Hier dringen nur Partikel ein und es finden sich nur Freßzellen, keine Drüsen. Die Fig. 47 veranschaulicht die Abschnitte. Das Entoderm bildet keine durchaus gleichförmige Lage, sondern in Form längsverlaufender Streifen zeigt es, wechselnd an Zahl, Verdickungen (Wülste), die besonders an der Mundscheibe ausgebildet sind. An solchen Stellen sind die Elemente eben höher als an anderen.

S. 261. (Hydroidpolypen: Plumularia, Tubularia, Hydromedusen: Eucope Oceania, Tiara. Siphonophoren: Praya, Forscalia, Hippopodius. Rippenquallen: Beroe etc. Bei einigen Trachomedusen wie Camarina mißlangen die Versuche) u. a. m.

[1]) Greenwood, Journ. Physiol. London Vol. 9, 1888, p. 317 (auch Marshall).

Die Phagocyten. Wir hörten schon von zwei Elementen des Darms (wenigstens in dessen Hauptteil), Phagocyten und Drüsenzellen. Daneben finden sich, wie schon erwähnt, Sinneszellen und unterhalb des Epithels nervöse Elemente. Die Freßzellen (Fig. 49 A), deren Fähigkeit, an der Basis je eine Muskelfaser zu bilden, uns hier nicht beschäftigen soll, sind hohe zylindrische Zellen, die mit konvexer Wölbung enden und zwei lange Wimpern tragen (K. C. Schneider, Lehrbuch S. 579). Diese Zellen sind im Hunger stark vakuolisiert, während sie nach Mahlzeiten mit amöboid aufgenommenen Teilchen der Beute erfüllt sind[1]). Jene konvexe Oberfläche nämlich vermag Pseudopodien auszusenden, welche solche Partikel umfließen und in das Innere der Zelle einführen. Greenwood ist der Ansicht, daß die Wimperhaare eingezogen werden können, was jeweilig dann geschehen soll, wenn sich Pseudopodien bilden. — Aus dem Hauptraume werden die Nahrungsteilchen durch Wimperschlag in den Fußteil und die Tentakel getrieben, um daselbst weiter der Phagocytose anheim zu fallen.

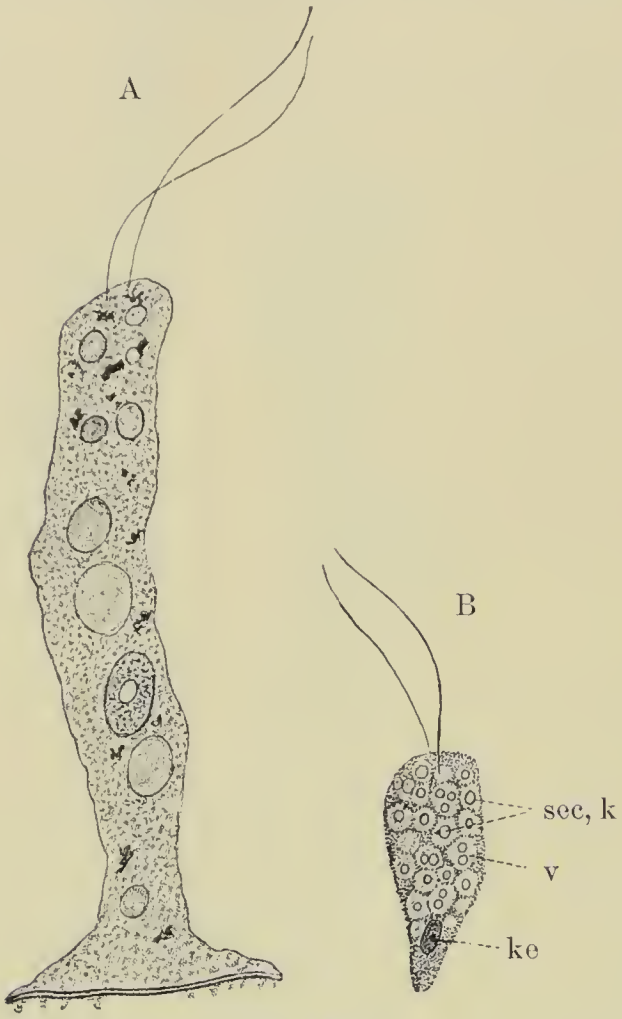


Fig. 49.

Hydra fusca, Entodermzellen, A Nährzelle, B Drüsenzelle (nach K. C. Schneider), sec, k Sekretkörner, v Vakuole, kc Kern. In der Nährzelle sind (helle) Nahrungsballen eingezeichnet, Kern mit grossem Nucleolus, basal eine Ringmuskelfaser.

Die Frage, ob die Zellen wahllos alle Partikel aufnehmen oder ob eine Auswahl stattfindet, ist nicht recht zu entscheiden. Die Phagocyten der Actinien nehmen nutzloses Carmin auf, diejenigen von Hydra verschmähen Stärkekörner[2]).

b) Bei den anderen Hydroidpolypen liegen die Dinge ganz ähnlich[3]). Doch tritt insofern eine Komplikation auf, als der entodermale Hohlraum sich nicht nur auf je ein Individuum beschränkt. Wir haben es

[1]) Wie erwähnt, hauptsächlich Parker (Quart. Journ. micr. Sc., N. S., Vol. 20, 1880, p. 219 der (p. 222) u. a. Diatomeen in den Zellen fand; ähnlich Greenwood.

[2]) Hadži, Jovan, Arch. Entw.-Mech. Bd. 22, 1906, S. 38 (auf S. 40). (In den Darmraum injizierte (käufliche) Stärke wird größtenteils wieder ausgeworfen.)

[3]) Metschnikoff (Zool. Anz. Jahrg. 3, 1880, S. 261) wies Phagocytose bei den Hydroidpolypen Plumularia und Tubularia nach. Derselbe (Arb. zool. Inst. Wien T. 5, H. 2, 1882, S. 141) beobachtet übrigens Pseudopodienbildung auch durch Ektodermzellen von Hydroidpolypen, ja bei den sog. Nematocalyces von Plumularia sogar die Aufnahme von Carminpulver. Diese ektodermale Phagocytose soll jedoch eher der Reinigung benachbarter Polypen, eventuell der Beseitigung abgestorbener Teile dienen, als irgendwelcher Ernährung. Metschnikoff konnte jedoch in den in Frage stehenden Zellen, wenn sie phagocytiert hatten, keinerlei Verdauung nachweisen. Auch die Larve einer Actinie, Bunodes, soll mit ihren bewimperten Ektodermzellen Körner, wie Carmin aufnehmen.

ja mit Tierstöcken zu tun, die aus vielen Einzelindividuen (Hydranten etc.) bestehen, welche miteinander durch ein Kanalsystem kommunizieren. Dies letztere stellt nichts anderes dar, als jeweils die Fortsetzung des Darmraumes der Hydranten, es ist ebenfalls mit Entoderm ausgekleidet, und dient dazu, die Beute der einzelnen Freßpolypen auf den ganzen Stock zu verteilen. Gilt es doch insbesondere auch denjenigen Individuen Nahrung zuzuführen, denen die sexuelle Fortpflanzung obliegt („Blastostyle", Medusen in der Entwicklung und „Sporosacs".) Das Kanalsystem führt den Namen „Cönosark". Man unterscheidet an ihm die Äste und Zweige des Stockes (Hydrocaulus) und die Partien, mit denen die Kolonien an der Unterlage befestigt sind (Hydrorhiza). Das Entoderm dieser Teile besteht auch aus wimpernden Zellen, die aber viel flacher sind als ihre Analoga in den Hydranten und weniger vakuolisiert; kurz sie machen den Eindruck viel geringerer Tätigkeit.[1]) Über die ernährende Tätigkeit der Cönosarkzellen ist mir nichts bekannt.

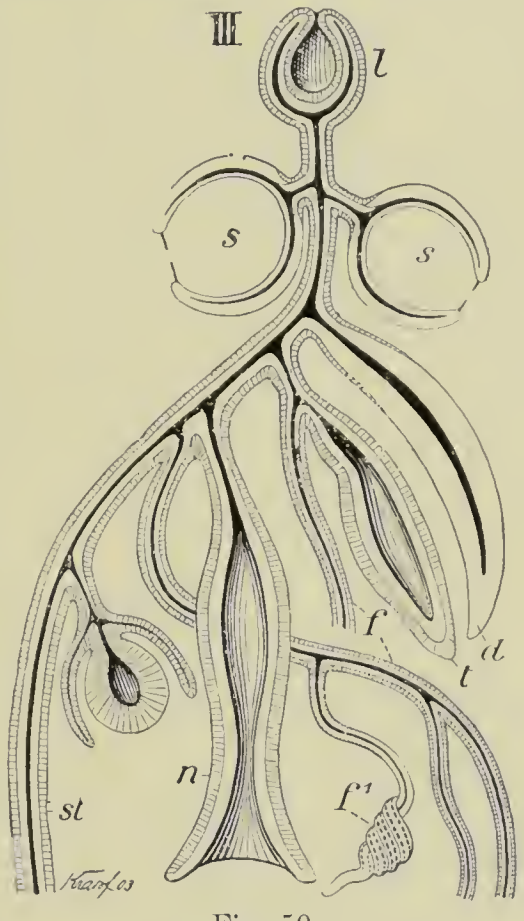


Fig. 50.
Schema eines Siphonophorenstockes. Ektoderm schraffiert, Entoderm hell, das Kanalsystem schwarz, l Luftflasche, s Schwimmglocken, d Deckstück, t Taster, f Fangfaden, n Freßpolyp, Gonophoren ohne Bezeichnung (aus Hertwig).

Eine große Rolle spielt das verbindende Kanalsystem bei den Siphonophoren (Fig. 50), da ja hier jene merkwürdige Arbeitsteilung eingetreten ist, auf Grund deren viele Einzelpolypen ihrer nahrungserwerbenden Tätigkeit entzogen werden. Sie sind daher gänzlich auf dasjenige Material angewiesen, das von den Freßpolypen kommend, ihnen durch den Kanal des Stammes zugeführt wird. Dieser Kanal ist auch hier nichts weiter, als die Fortsetzung des Schlauchlumens der Einzelindividuen. So ist denn auch sein Inneres mit geißelführenden Entodermzellen, ähnlich den Phagocyten des Schlauchinnern, ausgestattet („Nährmuskelzellen", K. C. Schneider, Lehrbuch S. 606).

Die Wanderung der unvollkommen aufgelösten Nahrung im Kanalsystem der Siphonophoren. Die Freßpolypen der Siphonophoren lassen, gleich etwa einer Hydra, (mindestens) drei Abschnitte unterscheiden: Rüssel, weiten Magenraum und Stiel. Am Übergang von Magenraum zu Stiel, der nach Th. Schäppi[2]) durch klappenartige Vorsprünge verengert wird, macht offenbar jede große Beute Halt. Sie dürfte auf Grund des für die Cölenteraten charakteristischen unvollkommenen Verdauungs-

[1]) z. B. bei Cordylophora lacustris: F. E. Schulze, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871. Pauly, Inaug.-Diss. phil. Fak. Rostock 1901, S. 36 u. a.

[2]) Schäppi, Mitt. nat. Ges. Winterthur 1899. Nach ihm soll sich bei manchen Siphonophoren der Magenraum noch in zwei Abschnitte zerlegen lassen, den eigentlichen weiten Magen und — nach hinten zu — den kugeligen „Pylorus".

prozesses in dem Magen zerfallen[1]). Der entstehende, aus vielen „Partikeln" gebildete Brei wird, soweit ihn die Zellen des Polypen selbst nicht aufnehmen, durch den Wimperschlag der Entodermzellen im Kanalsystem verbreitet. So gelangt er in alle Teile der Kolonie, da alle Individuen mit ihrem eigenen Hohlraume an das Kanalsystem angeschlossen sind[2]). Hierbei scheinen die sog. Taster eine besondere Rolle zu spielen.

Die Taster der Siphonophoren sind mundlose „Polypen". Dasjenige, was wir über das Sinnesleben der Cölenteraten wissen, berechtigt keineswegs zur Annahme, daß diese Individuen nur dazu vorhanden sind, der Kolonie besondere Reize zu übermitteln. Zum Empfang solcher Reize dürften sie sich nicht besser eignen, als die Freßpolypen, oder gar die Fangfäden. Es hat sich nun herausgestellt, daß das Innere dieser „Palponen" in ganz hervorragender Weise zur phagocytären Aufnahme der, in den Freßpolypen vorverdauten Nahrung eingerichtet ist. Während die Freßpolypen neben der Phagocytose auch der Auflösung dienen müssen, sind also offenbar die „Taster" spezialisierte Phagocytosemägen. Nach Willem[3]) sind sie übrigens keineswegs an der Stelle, wo bei Polypen der Mund sich befindet, ohne Kommunikation mit der Außenwelt: Eine Art Mundrudiment, durch Wülste vom Magenraum her unvollkommen gesperrt, dient bei den Tastern von Apolemia uvaria dazu, Unbrauchbares nach außen zu befördern (Willem).

Die Vorgänge der Phagocytose bei Siphonophoren: *α*. Die Freßpolypen.

Genaueres über die Art, wie die Darmzellen der Siphonophoren Partikel aufnehmen, hat wohl zuerst Metschnikoff[4]) mitgeteilt. Nicht alle Zellen der Hydranten — findet dieser Autor — phagocytieren, sondern nur diejenigen Zellen, die im eigentlichen Magen auf Epithelwülsten angebracht sind. Jedenfalls liegen diese Zellen ja auch zum Ergreifen der Partikel am günstigsten. (Möglich, daß unter entsprechenden Bedingungen auch die anderen Zellen Körperchen in sich aufnehmen; siehe Actinien. Verf.). Metschnikoff beobachtet die Phagocytose an durchsichtigen Hydranten von Praya diphyes, „deren Entodermzellen außerordentlich lange und zahlreiche Pseudopodien ausschicken, welche die in den betreffenden Magenabschnitt gelangende Nahrung umfließen und sich in vollständige Plasmodien verwandeln". Derartige Plasmodien beschreibt auch M. Chapeaux[5]), der Individuen von Apolemia uvaria, Diphyes acuminaria mit Carmin, Lackmus und Fett fütterte.

β. Phagocytose in den „Palponen" („Tastern"). Wir hörten, daß die Taster sozusagen spezialisierte Phagocytosemägen sind, in denen die — bei der Auflösung großer Beute entstandenen Bröckchen — zur Aufnahme gelangen: Weder dürften diese Gebilde eine eigentliche Sekretion (in das Mageninnere) zu leisten haben, noch beteiligen sie sich an der Nahrungsaufnahme, welch letztere — durch Wasserströme, die sie

[1]) Siehe unten: fermentative Verdauung.

[2]) Bei Velellen und Porpiten findet sich unter der „Scheibe" ein System verzweigter, anastomosierender Kanäle, die mit den uns beschäftigenden Röhren in Verbindung stehen. Da das Entoderm hier hauptsächlich drüsige Zellen aufweisen soll, hat man dem Gebilde den Namen „Leber" gegeben.

[3]) Willem, Victor, Bull. Acad. Belgique (3) T. 27, p. 354.

[4]) Metschnikoff, Zool. Anz. Jahrg. 3, 1880, S. 261.

[5]) Chapeaux, Arch. Zool. expér. (3) T. 1, 1893, p. 139.

bedingt — die Phagocytose wahrscheinlich empfindlich stört. So finden wir denn auch in den Tastern verschiedene Arten von Phagocytose[1]) (Apolemia uvaria).

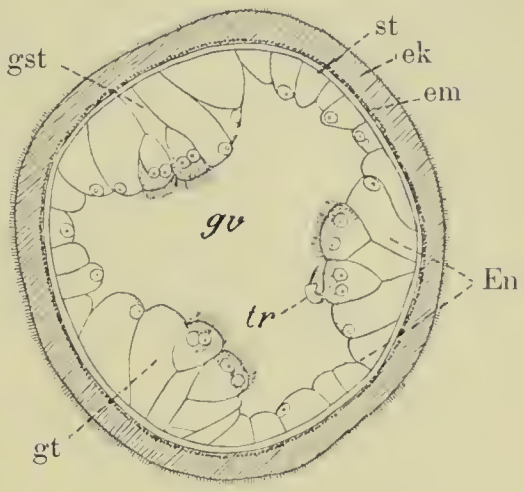


Fig. 51.

Apolemia uvaria, Querschnitt durch einen Tasterpolyp, ek flimmerndes Ektoderm, st Stützlamelle. Das Entoderm (En) besteht zum größten Teil aus saftreichen, nicht flimmernden Zellen, welche an der Basis zirkulär verlaufende Muskelfibrillen ausscheiden, gt drei gegen die Gastralhöhle (gv) vorspringende Gastralwülste, denen die Wimperzellen und Trichterzellen (tr) aufsitzen, deren richtige Form aus Fig. 52 ersichtlich ist (nach Chun aus Biedermann).

αα. Gewöhnliche Phagocyten (sarcodinenartig). Das Nahrungskorn haftet am Plasma; dieses senkt sich ein, das Korn nachziehend, es endlich umfließend. Diese Zellen befinden sich etwa in der proximalen Hälfte des Schlauches. — Etwa in der Mitte dieser ersten Hälfte beginnt das Epithel drei Verdickungen in Form von drei Längswülsten (Fig. 51 gt) zu bilden, wie wir sie ähnlich auch bei den Hydranten kurz erwähnten; sie gehen bis an das distale Ende des Schlauches und bilden daselbst den Verschluß, der das Schlauchinnere von der engen Auswurföffnung nach Bedarf trennt. Auf dem Gipfel dieser Wülste befinden sich nun in der distalen Hälfte (bis zu den Verschlußwülsten, die wieder mit gewöhnlichen Phagocyten besetzt sind) besondere Zellen, gering an Zahl: Pyramidenförmige Gebilde, die Spitze nach außen gerichtet, welche nicht bis zur Stützmembran reichen. Oft nebeneinanderstehend, handelt es sich um zwei Zellarten: „Wimperzellen“ und „Trichterzellen“ (Fig. 52).

ββ. Wimperzellen. Die breite Oberfläche ist von zahlreichen Wimpern besetzt, denen nach Willem (S. 360) jede Eigenbewegung abgehen soll. Daß die Zellen phagocytieren, konnte Willem sehen, ohne jedoch angeben zu können, durch welchen Mechanismus dies geschieht.

γγ. Die Trichterzellen. Die Cilien sind zu einem dichten „Schopf“ (Wimperflamme“) vereinigt; neben ihm befindet sich ein trichterförmiger Rüssel; seiner Öffnung zu, schlagen die Wimpern des Schopfes. Das Lumen des Rüssels geht am Grunde in eine Vakuole über, welche die Partikel (z. B. verfütterte Tusche) aufnimmt, die der Wimperschlag durch den Rüssel ge-

Fig. 52.

Taster von Apolemia uvaria. Wimperzelle (b) und Trichterzelle (a) nach Fütterung mit Tusche, Vergr. 550fach, ent Trichter, fv Wimperflamme, vd vergrößerte Verdauungsvakuole der Zelle b (nach Willem).

[1]) Willem, Victor, Bull. Acad. Belgique (3) T. 27, 1894, p. 354. Siehe auch Chun, C., Coelenterata in Bronn's Klassen und Ord. Bd. 2, Abt. 2, 1897, S. 312; Zool. Anz. Jahrg. 5, 1882, S. 404.

trieben hat (Fig. 52, a). Auch die übrigen Zellen dieser Region phagocytieren, und zeichnen sich wie alle diese Phagocyten durch enorme Vakuolisierung aus. — (Alles auf Apolemia uvaria bezogen.)

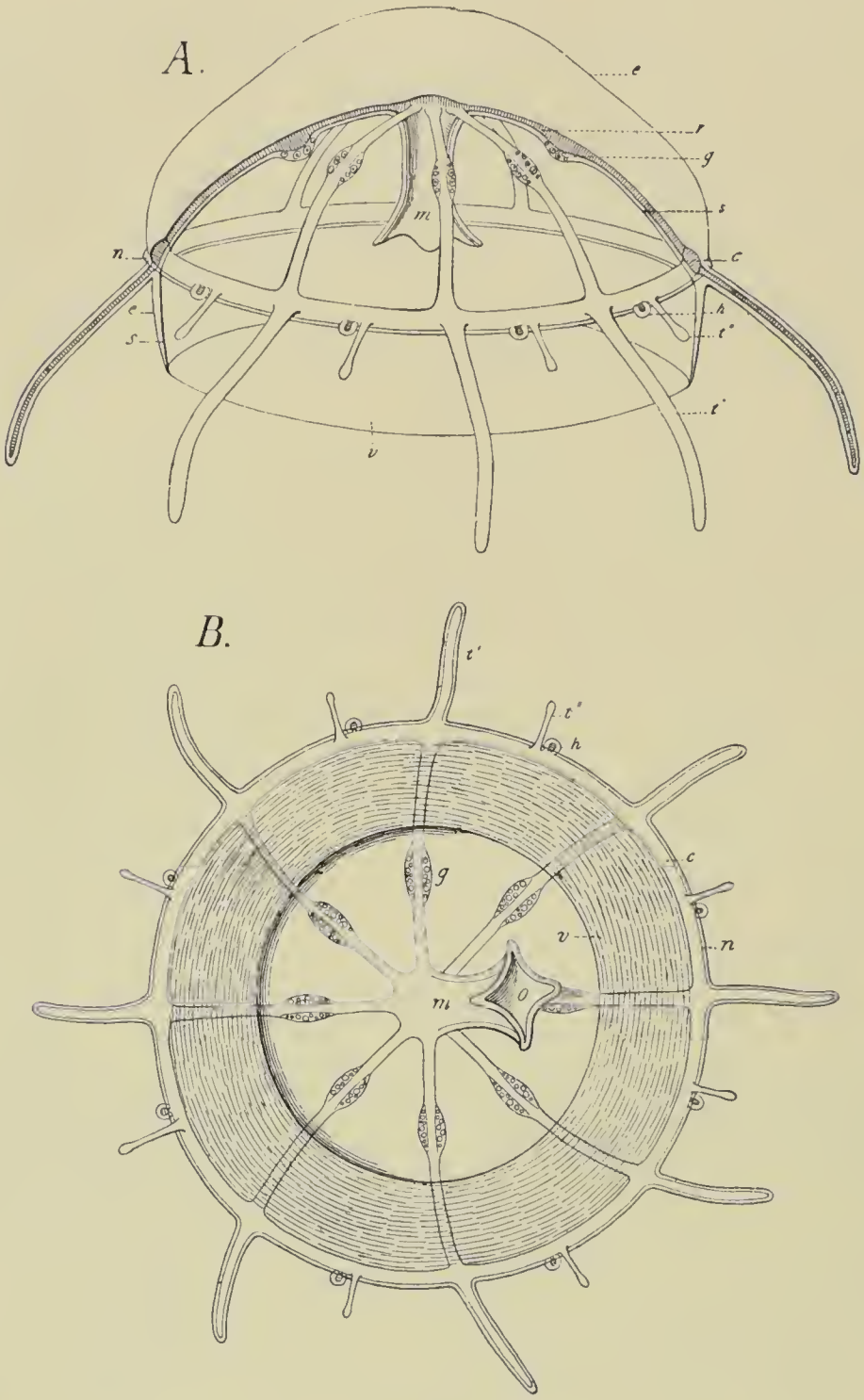


Fig. 53.

Rhopalonema velatum (etwas schematisiert), A seitlich, B von unten gesehen. e Exumbrella, s Subumbrella, m Magen, r Radialkanäle, c Ringkanal, t Tentakeln, t′ erster, t″ zweiter Ordnung, g Geschlechtsorgane, h Hörbläschen, n Nervenring, v Velum, o Mund (aus Hertwig).

2. Die Saumquallen. Bei den Saumquallen ist die Komplikation des Verdauungsapparates nicht durch ein, mehrere Individuen verbindendes Kanalsystem bedingt, da diese Medusen ja einzeln leben. Dafür aber treibt der zentral gelegene Magenraum radiäre Kanäle unter

der Schirmgallerte nach dem Rande, woselbst sie in einen, dem Rande folgenden ringförmigen Kanal münden (Fig. 53, r, c). Die Zahl der Radiärgefäße ist bei verschiedenen Formen verschieden. Diese Kanäle dienen naturgemäß dazu, den einzelnen Teilen des Schirms Partikel zur Phagocytose zuzuführen; durch eine Zirkulation, welche die Wimpern des Entoderms dieses Kanalsystems in zentrifugaler Richtung unterhalten, wird die Nahrung bis in die hohlen Tentakeln (t) getrieben. Der eigentliche Magen, d. h. der Ort, wo die großen Beuteobjekte gelöst werden, ist der Hohlraum des Magenstiels, des Schirmgriffes, der dann nichts anderes darstellt, als einen Polyp (siehe Fig. 54). Nur die Lösungsprodukte gelangen in das Kanalsystem, unverdauliche Reste werden unmittelbar ausgestoßen[1]). Phagocytose wurde auch hier von Metschnikoff[2]) beobachtet und festgestellt. Er fand, daß bei den Oceaniden (wie bei den Hydroidpolypen) das ganze Entoderm Carminkörnchen aufnimmt. Bei anderen Saumquallen aber (Eucope) soll nur das Entoderm des Magens, der Verdickungen des Ringgefäßes und der Basalteile der Tentakeln, die Radialkanäle aber an den Stellen hierzu imstande sein, an welchen ihr ektodermaler Überzug die Genitalanlagen trägt (Fig. 53 g). Daß die übrigen Entodermzellen gar nicht Nahrung aufzunehmen vermögen, will mir noch nicht als einwandfrei bewiesen erscheinen.

Nach Ray Lankester[3]) ist im eigentlichen Magenraum der Süßwassermeduse Limnocodium nur der proximale Entodermabschnitt zur Phagocytose, unter Bildung ansehnlicher Plasmodien (Zusammenfluß der Pseudopodien mehrerer Zellen) befähigt. Der Mundabschnitt des Magens soll nur Drüsenzellen enthalten.

Fig. 54.

Syncoryne (Sarsia) eximia, Magenstiel mit einem eingeschlossenen kleinen Krebs (nach Böhm aus Biedermann).

II. Scyphomedusen, Anthozoen.

Diese „höheren" Cölenteraten unterscheiden sich durch zwei Hauptmerkmale, die für unsere Betrachtung Bedeutung haben, von den „niederen" Cölenteraten: 1. Das Schlauchinnere stellt nicht mehr in seiner Gesamtheit Entoderm dar, das an der Verdauung selbst teilnimmt, sondern es bildet sich durch Einstülpung derjenigen Ektodermpartie, die an das Entoderm stößt, ein ektodermaler Anfangsteil des Darmes: Ein Vorderdarm (Ösophagus), von je nach Gruppe verschiedener Form. Dies ist insofern wichtig, als hier zum ersten Male jener Darmteil gebildet wird, der, zunächst ohne verdauende Funktion, nur berufen zu sein scheint, die Nahrung dem Entoderm zuzuführen und dieses von der Außenwelt abzuschließen[4]). 2. Der Darmraum der „höheren" Cölenteraten ist nicht einfach

[1]) Böhm, R., Jena. Zeitschr. Nat. Bd. 12, 1878, S. 68 (B.).

[2]) Zool. Anz. Bd. 3, 1880, S. 261. Bei einigen Trachomedusen (Liriope, Carmarina und Cimina gelang ihm der Nachweis nicht.

[3]) Ray Lankester, Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 22. 1882. p. 251.

[4]) Es ist nicht wahrscheinlich, daß auch die Scyphomedusen einen ektodermalen Schlund besitzen, (siehe neuerdings Hadži, J., Zool. Anz. Bd. 37, 1911, S. 406).

mehr ein Schlauch (ev. mit Ausläufern), dessen Gesamtepithel sich in gleicher Weise an der Verdauung beteiligt, sondern es bilden sich durch Einfaltung des Epithels nebst der Stützlamelle (Scyphostomen, Anthozoen) Längswülste oder Blätter, welche periphere Taschen (Magentaschen) zwischen sich einfassen. Die Hauptarbeit der Verdauung wird nun aber von vorspringenden Epithelpartien geleistet, sei es von den Kanten der kulissenartig in den Magenraum vorspringenden Längsblätter (Septen), sei es durch besondere tentakelförmige Vorsprünge, die das entodermale Magenepithel bildet (Scyphomedusen). Alle diese Gebilde sind durch hohe Beweglichkeit ausgezeichnet [1]).

Diese beiden Merkmale sind für unsere Gruppe durchaus charakteristisch [2]).

1. Die Scyphomedusen (Fig. 55, 56). Der kreuzförmige, fangarmumstellte Mund führt durch einen Schlund in den Zentral-

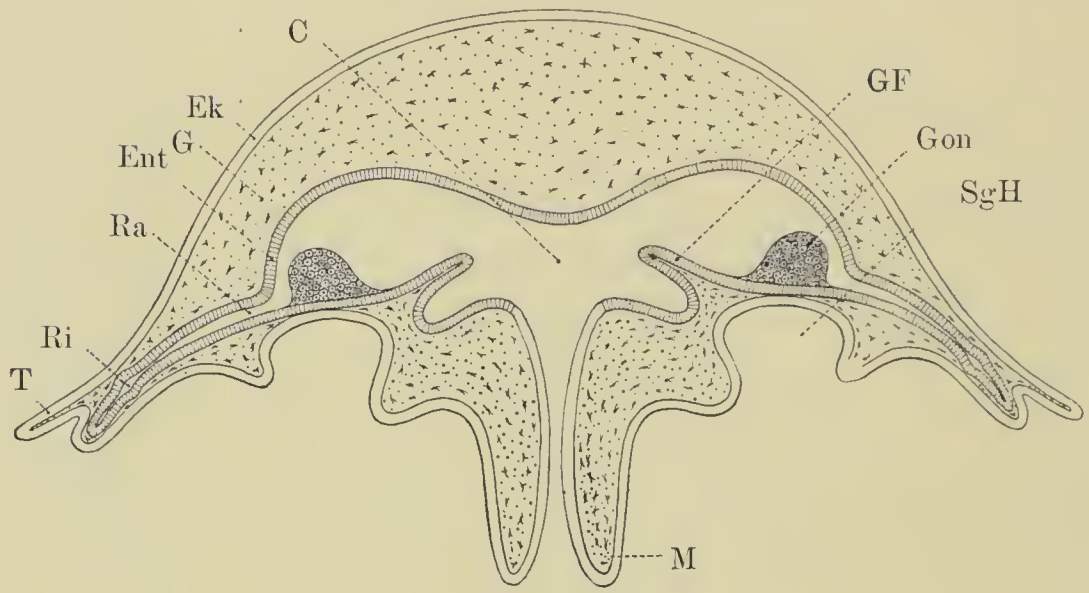


Fig. 55.

Schematischer Längsschnitt durch eine Scyphomeduse. C Zentralmagen, G Gallertschicht, Ek Ektoderm, Ent Entoderm, Ri Ringkanal, Ra Radialkanal, T Tentakel, GF Gastralfilament, Gon Gonade, SgH Subgenitalhöhle, M Mundrohr (nach Kükenthal).

magen, aus dessen vier taschenförmigen Aussackungen das oft recht komplizierte Kanalsystem seinen Ursprung nimmt, welches, wie bei Saumquallen, die Organe mit Nahrung versieht. Auf dem subumbrellaren Boden der Magentaschen (wie diese, mit den Radien des Mundkreuzes alternierend, also in den sog. Interradien) befinden sich nun (Geschlechtsorgane und)

[1]) Mit den Epithellängswülsten der Hydroiden dürfen diese Septen nicht verwechselt werden. Jene nämlich entstehen, wie oben angedeutet, durch Erhöhung der Epithelzellen; die Epithelbasis beteiligt sich nicht an der Wulstbildung. Bei der uns beschäftigenden Gruppe aber tritt diese Basis mit Muskulatur, sowie Teilen der Stützlamelle in die Falte mit ein, was (soweit für uns von Bedeutung) die erwähnte Beweglichkeit aller dieser Verdauungsvorsprünge zur Folge hat.

[2]) Die Rippenquallen, mit denen wir uns nicht eingehender beschäftigen werden, besitzen gleichfalls einen ektodermalen Ösophagus (den sog. Magen). Allein ihr entodermaler Darmabschnitt (der Trichter) weist Komplikationen, vergleichbar den oben für Scypho- und Anthozoen skizzierten nicht auf. Im übrigen entsendet auch hier der „Trichter“ ein kompliziertes Kanalsystem, das die übrigen Organe zu ernähren dient, und auch bei diesen Tieren findet nach Metschnikoff (Zool. Anz. Bd. 3, 1880, S. 26) die Verdauung auf dem Wege der Phagocytose statt.

die genannten Tentakelchen. Diese, „Gastralfilamente“ genannten Gebilde sind äußerst beweglich. Zur Achsenstütze dient feste Gallerte, zur Bewegung die entodermale Muskulatur. Die — sei es einzelne, sei es gruppenweise — Anordnung dieser Fäden kann uns nicht beschäftigen, ebensowenig wie Verschiedenheiten bei einzelnen Arten. Übrigens sind wir über die Physiologie dieser Gebilde wenig genug orientiert. Wir wissen nur, daß das Epithel der Filamente reich ist an Drüsenzellen; Fritz Müller[1]) bedeckte mit den Fäden verschiedener Scyphomedusen (Tamoya, Rhizostomiden, Chrysaora) unter anderem, Stücke

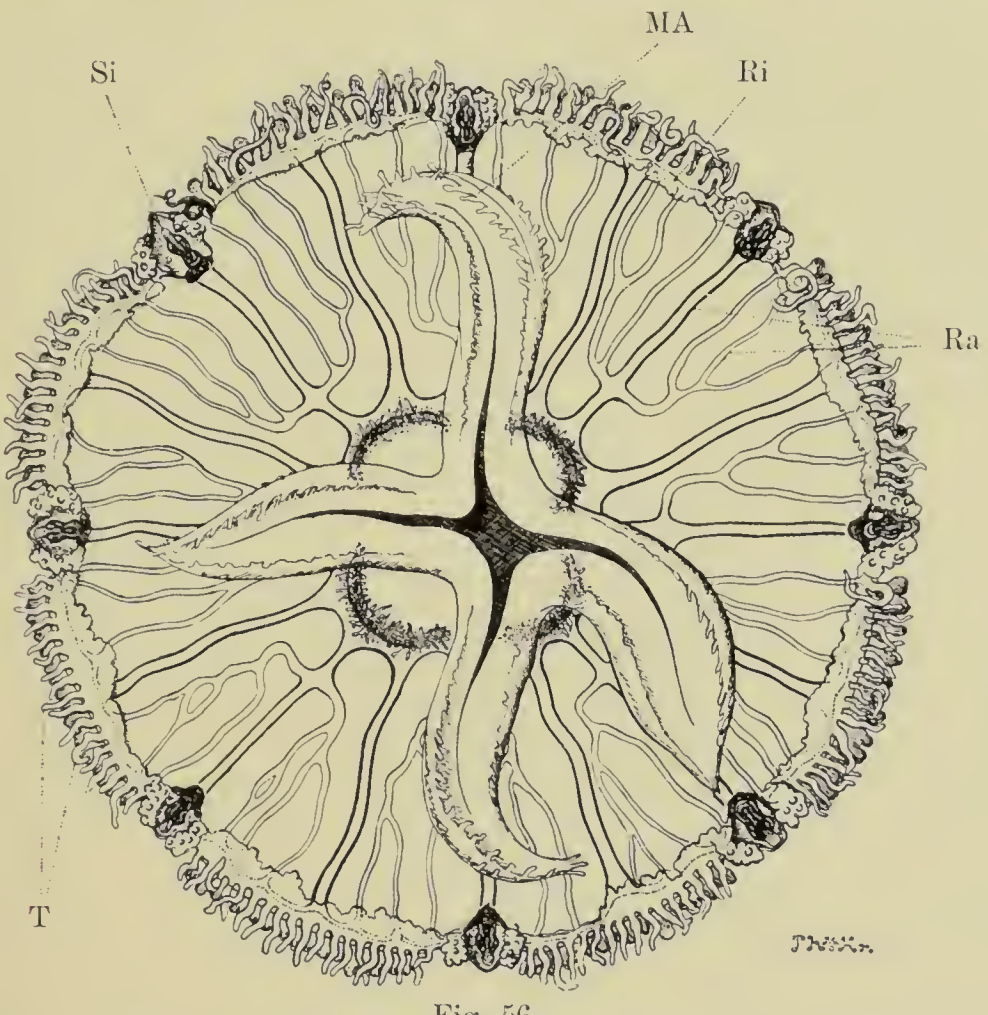


Fig. 56.

Aurelia aurita, junges Tier. T Tentakel, Si Sinneskörper, MA Mundarm, Ri Ringkanal, Ra Radialkanäle (nach Kükenthal).

von Krabbenscherenmuskeln und fand, daß das Fleisch innerhalb 10—12 Stunden aufgelöst wurde.

Strömungen im ernährenden Kanalsystem der Scyphomedusen. Bei Medusen läßt sich ein regelmäßiger Wasserkreislauf im ernährenden Kanalsystem nachweisen („Gastrovascularströmungen“). Mit Tusche und Carmin konnte Widmark[2]) bei Aurelia aurita und Cyanea capillata zeigen, daß fortwährend durch den Mund Wasser in den Zentralmagen einströmt, von da die Peripherie des Schirmes erreicht, wieder umkehrt und, unter Vermeidung des Zentralmagens, durch die „Mundarmrinnen“ nach außen mündet. Der im Einzelnen

[1]) Müller, Fritz, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 9, 1858, S. 542.
[2]) Widmark, Erik, M. P., Zool. Anz. Bd. 38, 1911, S. 378.

benutzte Weg hängt naturgemäß von der Anordnung des Kanalsystems der betreffenden Medusenart ab. Er ist einfach bei Cyanea, die lediglich periphere Aussackungen des Magens aufweist (Marginaltaschen); er ist kompliziert bei Aurelia mit ihrem reich verzweigten Kanalsystem, das in einen Ringkanal des Schirmrandes sich ergießt[1]). Die Strömung wird unterhalten sowohl durch die Muskulatur der Meduse als durch Flimmertätigkeit (z. B. ist bei Cyanea der zentrifugale Strom — nach den Marginaltaschen — das Werk von Muskulatur, während das Wasser durch Flimmern nach außen befördert wird[2]).

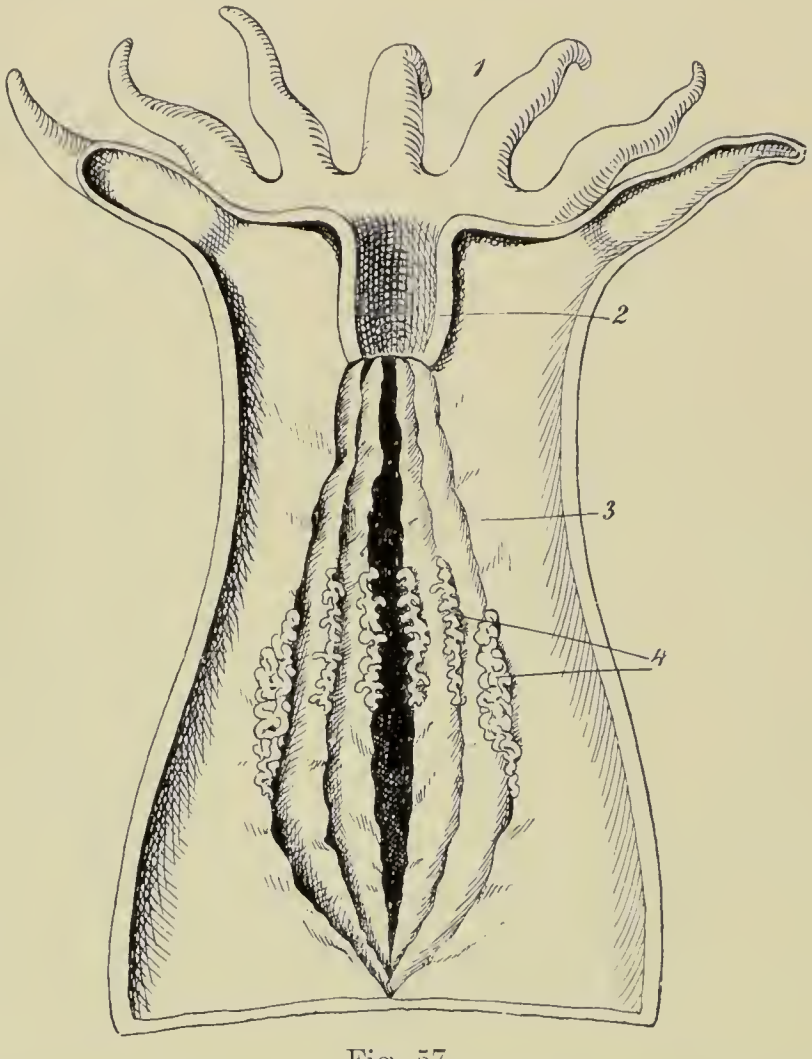


Fig. 57.

Medianschnitt durch eine Actinie. 1 Fangarme, 2 Schlundrohr, 3 Darmscheidewände (Septen), 4 Mesenterialfilamente (nach Chun aus Hesse-Doflein).

2. Die Anthozoen (Fig. 57). Wir hörten, daß die bevorzugte Rolle, bei der Verdauung der Anthozoen, durch die Kante der Septen (3) gespielt wird, die kulissenartig in den Magenraum ragen.

Ehe wir die Septen in ihrer Bedeutung für die Verdauung kennen lernen, müssen wir noch einen Blick auf den Bau der uns hier beschäftigenden Polypen werfen: Man denke sich einen Hydroidpolypen, der seinen eigenen Mundkegel verschluckt hat. Nun wird dieser Kegel, wie

[1]) Vom Ringkanal der Aurelia erreicht der Strom die Randtentakeln und die Randsinneskörper; und vom Ringkanal aus erfolgt, auf bestimmtem Wege, auch die Umkehr zu den Mundarmrinnen.

[2]) Der zentrifugale Strom bei Aurelia bewegt sich längs der exumbrellaren Wand, während der Rückstrom an der subumbrellaren Wand erfolgt.

der Finger eines abgestreiften Handschuhs, „eingestülpt“, frei in das Innere des Polypen ragen (Fig. 57, 2). Die Umbiegestelle, die bei den actinienartigen ziemlich breit zu sein pflegt, nennen wir Mundscheibe, da sie den spaltförmigen Mund trägt. Das eingestülpte oder eingezogene ovale oder spaltförmige Rohr, heißt Schlund (naturgemäß innen mit ektodermalem Epithel ausgekleidet). Auf der Mundscheibe stehen die hohlen Tentakel. Die Septen, die unterhalb des Schlundes frei in das Mageninnere ragen, legen sich im Bereich des Schlundrohrs zum Teil an dieses an, verwachsen mit ihm, verleihen ihm Stütze; sie beschäftigen uns an dieser Stelle nicht weiter. Unten aber bilden sie einen Korb, einem korbförmigen Ofenrost vergleichbar, bereit, die Beute zu empfangen, sich ihr überall anzulegen. Und da die Septen durch eigene Muskulatur sehr beweglich sind, so muß dieses Sichanlegen sehr vollkommen sein. Mehr als das: Nur ein Teil des freien Randes unserer Septen spielt bei der Verdauung jene bevorzugte Rolle, ein Teil, welcher der inneren Schlundmündung mehr oder weniger benachbart ist. An dieser Stelle ist das, die Kante darstellende Epithel nicht einfach umgefalzt, sondern in eine komplizierte Falte gelegt, die man oberflächlich mit einem Schienenkopf vergleichen

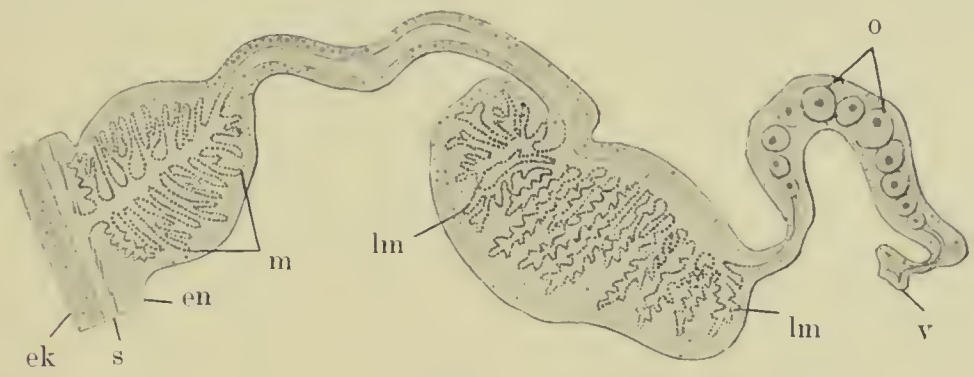


Fig. 58.

Edwardsia tuberculata. Querschnitt durch ein Septum unterhalb des Schlundrohres. m Muskeln, lm Längsmuskeln, en Entoderm, ek Ektoderm, s Stützlamelle, o Eier, v Mesenterialfilament (aus Biedermann).

könnte (Figg. 57, 4; 58 v, siehe auch Fig. 63). Stellt man sich aber demnach die ganze Kante des Septums, soweit sie uns hier beschäftigt, als eine Eisenbahnschiene vor, so ist dabei nicht zu übersehen, daß diese selbst nicht einfach gerade gestreckt ist. Die Epithelfalte (der Schienenkopf) ist nämlich sehr wesentlich länger als ihr Träger, das Septum selbst; und so hängt jene am Septum wie ein Darm am Mesenterium, d. h. unser verdickter Rand muß sich auch in seiner Längsrichtung stark kräuseln. Diesen Magenkrausen hat man auch den Namen „Mesenterialfilamente“ gegeben, wobei das, hier sicher nicht passende Wort „Filamente“, zu Verwechslungen Anlaß gegeben hat. Die Bedeutung der verbreiterten Falte, sowie der Kräuselung ist klar: Neben Vergrößerung der Oberfläche des aktiven Epithels, Schmiegsamkeit, die Fähigkeit, sich jeder Oberfläche eines Beuteobjekts anzupassen.

a) Die Alcyonarier. Die Alcyonarier, auch Oktokorallen genannt, zeichnen sich, wie der Name sagt, dadurch aus, daß gefiederte Fangarme und Septen stets in der Zahl acht vorkommen.

Typus: Alcyonium (Figg. 59, 60). Es handelt sich um koloniebildende Cölenteraten, bei denen auf gemeinsamem Stamme (Cönenchym oder Cönosark) eine große Anzahl Polypen sitzt. „Das Cönosark repräsen-

tiert die seitlich in Zusammenhang getretenen, basalen Teile der Polypen, deren Cölentera (das Schlauchinnere) als enge Röhren bei den primären (erst entstandenen) Polypen, durch die ganze Höhe des Stammes zu verfolgen sind und erst basal sich vereinigen. Bei den sekundären, durch seitliche Knospung später entstandenen Polypen, münden die Röhren dagegen in wechselnder Höhe in die primären Röhren ein.“ Alle jene Fortsetzungen der Polypenschläuche (Hauptröhren) „stehen durch

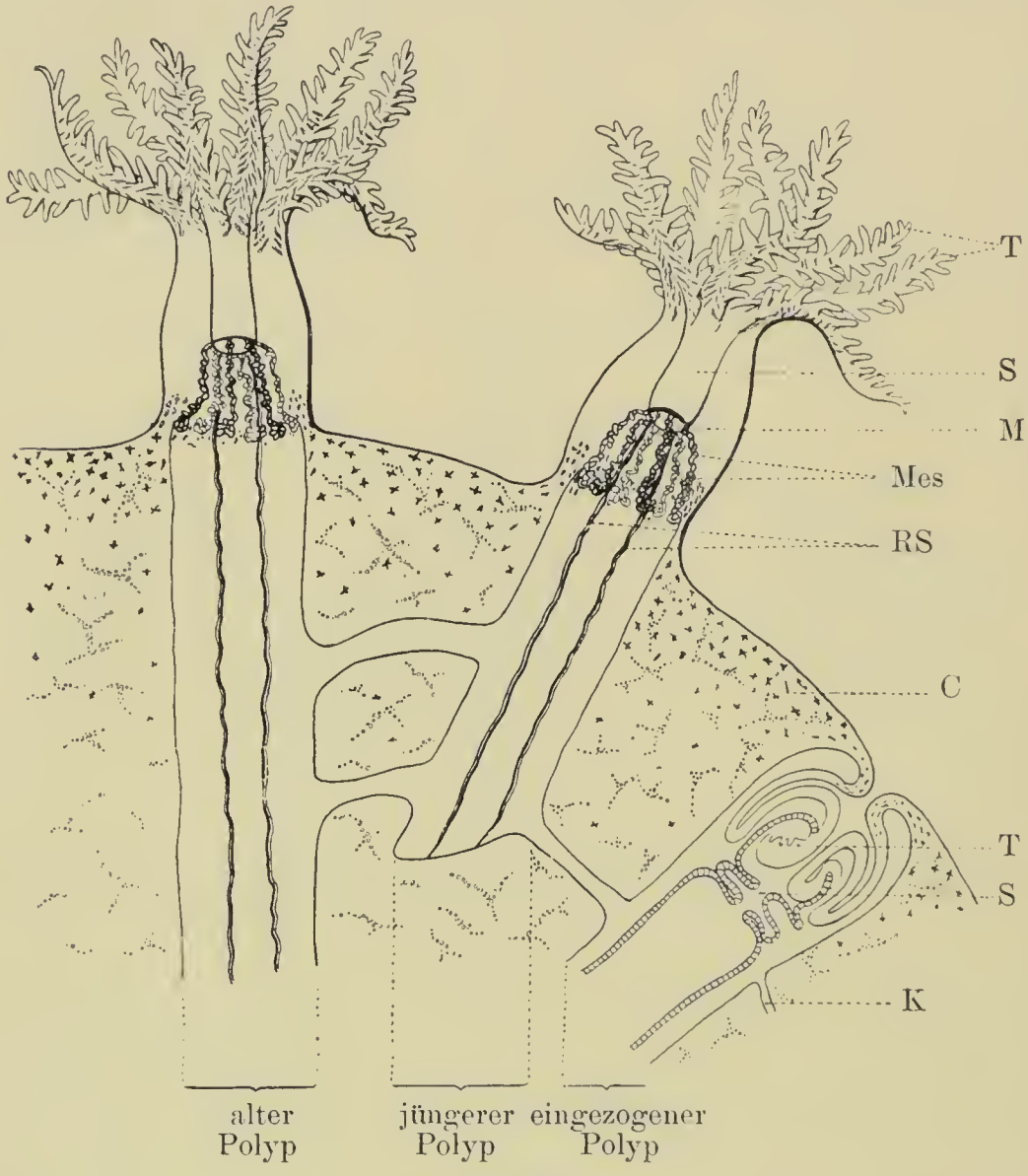


Fig. 59.

Längsschnitt durch Alcyonium digitatum. T Tentakel, S Schlundrohr, M Mündung des Schlundes, Mes seitliche und ventrale Mesenterialfilamente, RS dorsale Mesenterialfilamente (Richtungssepten), C Cönenchym, K Kanal (nach Kükenthal).

quer oder schräg verlaufende Nebenröhren in offener seitlicher Verbindung.“ (K. C. Schneider, Vergl. Histol. S. 638). Diese Röhren gewährleisten eine Verteilung des Nährmaterials auf alle Individuen der Kolonie. Die Verteilung erfolgt durch einen Strom, den hinwiederum das Flimmerepithel zweier von unseren acht Septen erzeugt. Diese, die „dorsalen“ oder „Richtungssepten“ sind länger als die übrigen, sie ragen (wie aus der Fig. 59 RS, ersichtlich) in das zu dem betreffenden Polypen gehörige Hauptrohr des Cönosarks, bis gegen die Basis des Stammes, während die übrigen im Polypen selbst enden. Die freie Kante der

Richtungssepten (der „dorsalen Mesenterialfilamente") sind im Gegensatz zu den anderen, ektodermalen Ursprungs und lediglich mit hohem Wimperepithel besetzt. Die Wimpern erzeugen einen Strom, der aus dem Cönosark kommend, Flüssigkeit in den Polypen treibt, die im Cönosark vorhandene Nahrung auf die Einzelindividuen verteilend, und damit auch z. B. auf die Knospen junger, ungeschlechtlich entstehender Polypen, die zur Eigenernährung noch außerstande sind [1]).

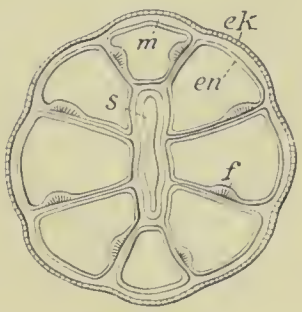


Fig. 60.

Querschnitt einer Oktokorallie (Alcyonium) ek Ektoderm, en Entoderm, s Schlund, f Längsmuskelwulst (aus Hertwig).

Wie angedeutet, sind die vier seitlichen und die beiden ventralen Septen mit ihren Magenwülsten (Mesenterialfilamenten) entodermaler Abkunft und stellen die eigentlichen Verdauungsorgane vor. Das Epithel der Wülste weist zwei Zellarten auf (Wilson), von denen die eine drüsige Elemente, die andere aber wohl Phagocyten darstellt. Wilson fand auch, daß die Zellen der Wülste, Körperchen, wie Diatomeen aufzunehmen vermögen [2]). (Alcyonium, Paralcyonium, Funiculina). Um ihrer Aufgabe gerecht zu werden, müssen die Wülste sich der Beute fest anlegen. (Wir werden das bei den Actinien noch weitergehend besprechen.) So beobachtet denn Edith M. Pratt [3]), wie die Beute von den Filamenten umhüllt wird, doch soll hierbei ihre Tätigkeit hauptsächlich sekretiver Natur sein, da auch andere Entodermzellen Nahrung aufzunehmen imstande seien. —

b) Zoantharia (Hexakorallien). Die Tentakel sind ungefiedert, schlauchförmig, die Septenzahl beträgt meistens ein Vielfaches der Zahl 6. Wir beschränken uns auf die Actiniaria, die bestuntersuchte Gruppe der Cölenteraten. Der Verdauungsapparat der Actinien ist insofern vollkommener, als derjenige der Oktokorallen, als die Zahl der Septen eine viel größere ist. (Fig. 61 ist von einer Larve: beim ausgewachsenen Tiere ist die Zahl eine viel höhere). Dazu kommt die verschiedene Größe der Septen

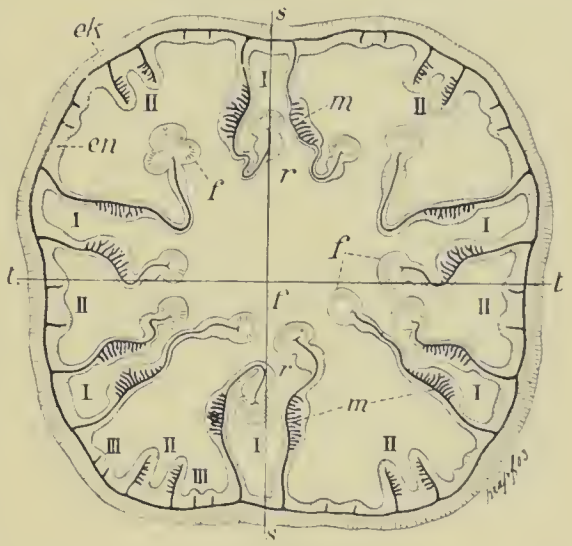


Fig. 61.

Querschnitt einer Actinienlarve (nach Boveri), ss Sagitalachse, tt Transversalachse, ek Ektoderm, en Entoderm, f Mesenterialfilament, m Muskelfahnen, r Richtungssepten, I Septen erster, II zweiter, III dritter Ordnung (aus Hertwig).

[1]) Wilson, Edmund, B., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 5. 1884. S. 1. Die Dorsalsepten befinden sich an der einen Schmalseite des Schlundrohres, gegenüber derjenigen, welche die Flimmerrinne (Siphonoglyphe) trägt. Es ist dasjenige Septenpaar, dessen Muskellängswülste nach entgegengesetzter Richtung sehen. Obiges wurde von Wilson bei Pennatula und Funiculina gefunden (Alcyonium K. C. Schneider S. 642).

[2]) Siehe auch Phil. Trans. 1883, S. 64. Ähnliches wurde bei Pennatula und Virgularia von A. M. und W. P. Marshall (nach Wilson) gefunden. Wilson hält übrigens obige beide Zellarten für zwei verschiedene Stadien der gleichen Zellen. Bei anderen Cölenteraten zeigen die Entodermelemente vollkommen gleiches Verhalten, allgemein aber sieht man Drüsenzellen und Phagocyten als zwei durchaus von einander verschiedene Bildungen an.

[3]) Pratt, Rep. 73, Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. 1904, p. 688; Quart. Journ. mier. Sc. 1905, p. 327.

(Fig. 61 Septen I—III. Ordn.), die verschieden weit in das Mageninnere ragend, sich in ihrer Gesamtheit auch kompliziert gestalteten Beuteobjekten anzulegen vermögen. Die Beweglichkeit der Septen ist groß. Durch eine wohlausgebildete Muskulatur wird sie ermöglicht (siehe Fig. 62 Lä M, Tr M, Par M und den Abschnitt Physiologie des Nervensystems).

Nach alledem dürfen wir eine große Bedeutung der Septen, richtiger ihrer „Mesenterialwülste" annehmen, die sich auch im histologischen Bau dieser Wülste ausdrückt.

Der Bau der Mesenterialfilamente (ältere Septen von Anemonia sulcata). In seiner unteren Partie, „sowie in der Gonadenregion (Fig. 62 Go) ist der Wulst eine einfache Epithelverdickung (Fig. 63 B), die durch drüsige Beschaffenheit ausgezeichnet ist (Drüsenstreifen Dr). Angrenzend erscheint das Epithel der Septenfläche jederseits wulstartig verdickt (Grenzstreifen Gr), doch sind diese Streifenpaare nicht dem Wulste zuzurechnen und verstreichen gegen das orale Ende der Gonadenregion. Hier beginnt, scharf begrenzt, ein komplizierter Bau des Wulstes, der bis zum Schlunde hin andauert". (K. C. Schneider, Vergl. Histol. S. 619). Wie Fig. 63 A zeigt, erscheint der Wulst hier dreiteilig, aus einem langen Mittelwulst und zwei seitlichen „Flügeln" (Wülsten) bestehend. In letztere geht (zum Unterschied mit den „Grenzstreifen") ein Blatt der Stützlamelle hinein. Der Mittelwulst behält an seinem freien Ende drüsigen Charakter bei (Drüsenstreifen Dr, wie im unteren Teil der Filamente). Zu beiden Seiten des Mittelwulstes, an den Drüsenstreifen sich anschließend, finden wir hohe Zellen, mit zahlreichen Zooxanthellen (zoo). Es folgt (in der Furche) eine Epithelpartie, die als Keimlager dient (Keimstreifen Kei). Auf den vorstehenden Flächen der Seitenflügel sehen wir ein drüsenfreies Flimmerepithel (Flimmerstreifen Fli), an das sich nach dem Septum zu, stark vakuolisierte Zellen anschließen (Vakuolenstreifen Vak), endlich folgt das Septum selbst.

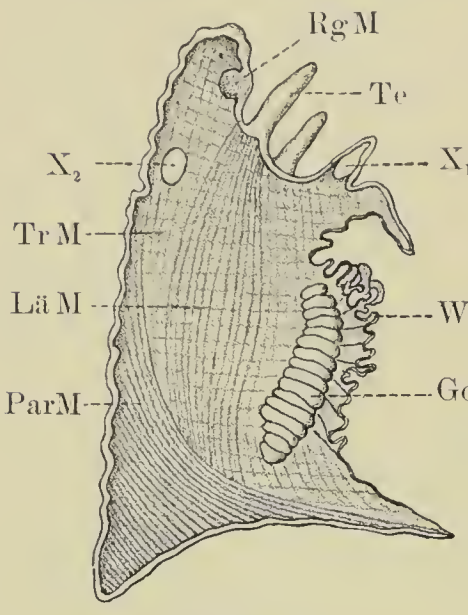


Fig. 62.

Tealia crassicornis, Septum, nach O. und R. Hertwig. Te Tentakel, Go Gonade, Wst Mesenterialwulst, Rg M, Lä M, Tr M, Par M Ring-, Längs-, transversal-, Parietalmuskel, X_1 und X_2 Öffnungen (Stomen) der Septen (aus K. C. Schneider).

Die Zellen, welche an den Wülsten beobachtet wurden, werden wie folgt bezeichnet: „Seröse" Drüsenzelle (Eiweißzellen Schneiders eiw. z.). Offenbar sind das die Fermentzellen. Diese sekretkörnerführenden Zellen befinden sich innerhalb des ganzen Entoderms (aber auch im Ektoderm fehlen derartige Gebilde nicht) und hauptsächlich auf dem Drüsenstreifen der Filamente. Ebenda finden wir andere Drüsenzellen, die ihrem färberischen Verhalten nach, als Schleimdrüsen aufzufassen sind (schl. z.). Ferner kommen Nesselzellen (vornehmlich an den Grenzstreifen der Septen) vor, offenbar berufen, die lebend verschluckte Beute zu lähmen [1]). Auf die Rolle der Sinneszellen, die man an den

[1]) Solche Nesselzellen im Entoderm sind auch bei Hydroiden beobachtet worden und zwar von mehreren Autoren, z. B. bei Cordylophora laeustris von Pauly, Inaug.-Diss. Rostock 1901, S. 29, bei Hydra von Parker, Quart. Journ. mier. Sc., N. S., Vol. 20, 1880, p. 219 und bei vielen anderen.

Drüsenstreifen der Wülste isolieren kann, kommen wir späterhin zu sprechen.

Das Element, das uns hier in diesem Abschnitt vornehmlich beschäftigt, ist die „Nährzelle“ oder, da sie an der Basis meist eine Muskelfaser bildet, die „Nährmuskelzelle“; ein Element, berufen, die Nahrung aus dem Magendarmraum aufzunehmen, und zwar vornehmlich wiederum auf dem Wege der Phagocytose. Es sind geißeltragende Zellen, die sehr oft Zooxanthellen beherbergen. Sie dürften im ganzen Entoderm, auch

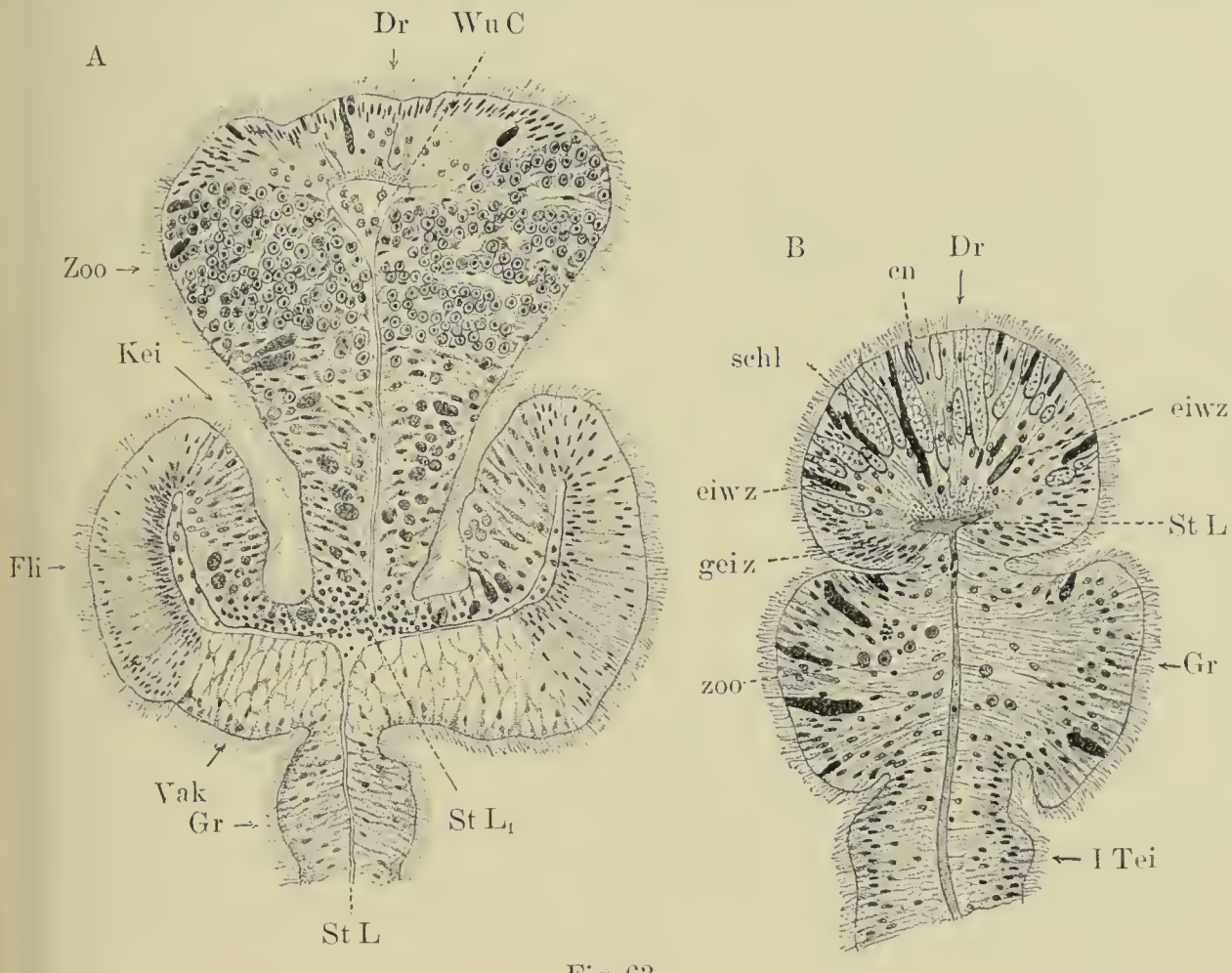


Fig 63.

Anemonia sulcata, Mesenterialwulst, A oberhalb der Gonadenregion, B aus der Gonadenregion. Dr Drüsenstreifen, Zoo Zooxanthellenstreifen, Kei Keimstreifen, Fli Flimmerstreifen, Vak Vakuolenstreifen, Gr Grenzstreifen, I Tei Innenteil des Septums, St L Stützlamelle, St L_1 Verbreiterung derselben, Wu C Wulstkanal in derselben, Geiz Geißelzellen, en Cnide, eiwz Eiweißzellen, schlz Schleimzellen, zoo Zooxanthellen (aus K. C. Schneider).

in demjenigen der Tentakeln zu finden sein, ihre wichtigste Rolle aber auf den Septen, speziell dem Grenzstreifen und dann auf den Wülsten spielen. Was die Wülste betrifft, so sind es die zooxanthellenhaltigen Teile, sowie der Keimstreifen, wo sich hauptsächlich die „Nährzellen“ befinden.

Die Phagocytose bei den Actinien. Die Tatsache, daß auch bei den Actinien kleine Partikel von den Zellen aufgenommen werden, wurde von Metschnikoff[1]) und fast gleichzeitig von Kruken-

[1]) Metschnikoff, Zool. Anz. Jahrg. 3, 1880, S. 261.

berg[1]) entdeckt. Nach Metschnikoff sind es ausschließlich die Zellen der Wülste, die an ihrer freien Oberfläche große Lobopodien aussenden. Drüsen und Nesselzellen beteiligen sich an dieser Leistung nicht (Sagartia und Aiptasia). Willem[2]) erweiterte diese Angaben, indem er zeigte, daß bei reichlicher Fütterung, nicht nur die Zellen der „Mesenterialfilamente" Carminpulver aufnehmen, sondern daß, auf das ganze Entoderm verteilt, solche Phagocyten vorkommen. Für die sog. Acontien, das sind Fäden, die, am basalen Teile der Septenkanten befestigt, mit zahlreichen Nesselzellen besetzt sind, und die als wirksame Waffe aus dem Körperinnern herausgeschleudert werden, hatte Metschnikoff jede Phagocytose abgeleugnet. Willem fand aber auch hier Aufnahme von Carmin bei Actinia und Sagartia. Bei den eigentlichen Wülsten sind es die Stellen, die wir oben als mit Nährzellen besetzt aufführten, welche nach Willem phagocytieren: die Partie zwischen Drüsenstreifen und Flimmerstreifen. Hier, sowie am Grenzstreif findet die Phagocytose am ausgiebigsten und am schnellsten statt, während Drüsen- und Flimmerstreifen stets carminfrei bleiben und die übrigen Teile des Entoderms (Septenwände etc.) erst später und in geringerem Grade den Farbstoff in sich aufnehmen[3]). Wie dem Carmin, so verhielten sich die Zellen auch Fetttropfen gegenüber[4]).

Vergleichbar den anderen Cölenteraten, findet auch hier eine, der Phagocytose voraufgehende Einschmelzung großer Beuteobjekte zu kleinen Partikeln statt. Diese Partikel erscheinen dann, offenbar durch Klebschleim (siehe Nahrungsfang und Aufnahme) der Schleimzellen fest an die Filamente geheftet. Man sieht sie daselbst in Form beträchtlicher Haufen; erst unter dem Mikroskop überzeugt man sich, daß es nicht mehr die Gewebe des verfütterten Sardinenstückes etwa sind, sondern eben Partikel, die man in durchaus gleicher Beschaffenheit auch in den Zellen nachweisen kann. Daß solches Festgeklebtsein an den wichtigsten Organen der Phagocytose, für diesen Prozeß sehr vorteilhaft ist, dürfte einleuchten. Damit wird es auch verständlich, warum die Phagocyten des Wulstes und des Grenzstreifens stets zuerst in Wirkung treten[5]). Der Vorgang des „Einschmelzens" wird uns im kommenden Abschnitte zu beschäftigen haben; gerade bei den Actinien gilt ihm eine umfangreiche Literatur mit vielen Kontroversen. —

D. Die fermentative Verdauung bei den Cölenteraten.

1. Wo findet fermentative Verdauung statt?

a) Innerhalb des Schlauchinnern (Magens).

Wir waren im vorigen Abschnitt vorgreifend gezwungen auf das Problem hinzuweisen, wie denn die Phagozytose vereinbar sei mit der Aufnahme großer Beute. Mögen die Lobopodien noch so vieler Ento-

---

[1]) Krukenberg, Vgl. physiol. Studien Küste Adria, 1. Abt., 1880, S. 38. Vgl. auch R. und O. Hertwig, Die Actinien. Jena 1879.

[2]) Willem, Victor, Zool. Anz. Jahrg. 16, 1894, S. 10. (Das Carminpulver wurde mit Eiweiß vermischt und dieses dann zur Gerinnung gebracht.)

[3]) Auch Mesnil (Ann. Inst. Pasteur T. 15, 1901, p. 352) findet bei reichlicher Fütterung Partikel in anderen Teilen des Entoderms, als den Filamenten.

[4]) Siehe auch Chapeaux, Arch. Zool. expér. (3) T. 1, 1893, p. 139. (Aufnahme von Lackmus, Diatomeen, Fett, Carmin durch Lobopodien und von ihnen gebildeten Plasmodien bei Sagartia, Anemonia, Hyanthus und Heliactis.)

[5]) Jordan, H., Arch. ges. Physiol. Bd. 116, 1907, S. 617.

dermzellen einer Hydra zu Plasmodien zusammenfließen, einen Karpfenembryo von 8 mm Länge werden sie niemals total in sich aufnehmen können. Man ist sich bei den niederen Cölenteraten dieses Widerspruches nie recht bewußt geworden. Man fand im Entoderm, und zwar wie wir hörten, im sog. „Magen" (der Hydra z. B.) neben den Nährzellen „kleine Zellen", denen aus mancherlei Gründen Drüsennatur zugesprochen wurde. Drüsen im Darm: was lag näher, als Fermentdrüsen zu sagen. Und schließlich beobachtete man den Zerfall der Beute im Magen. So A. Downing[1]): Jener Karpfenembryo, von dem wir sprachen, wurde im Magen der Hydra, der er zum Opfer gefallen war, in 7 Stunden „gänzlich verdaut". Jedenfalls erfuhr die Meinung, daß überhaupt Verdauung in dem als „Magen" bezeichneten Teil des Schlauchinnern stattfinde, zahlreiche experimentelle Bestätigungen. So von Greenwood[2]) und Hadži[3]) bei Hydra. Theodor Schäppi[4]) untersucht Polypen von Halistemma und Forskaliden (Siphonophoren) die kleine Fische gefressen hatten und überzeugt sich, „daß eine oberflächliche Einschmelzung, Verdauung an demselben (dem Fisch) stattgefunden, daß mithin eine extrazelluläre Verdauung hier stattfindet". Nicht anders liegen die Dinge bei Scyphomedusen und Alcyonarien. Fritz Müller[5]) brachte, wie wir sahen, Krabbenmuskelstücke u. a. durch Bedecken mit Gastralfilamenten von Lappenquallen zur Lösung und Edith M. Pratt[6]) fand bei Alcyonium digitatum schon im Stomadäum, nicht minder aber auf den Septalwülsten Drüsenzellen, nach ihrer Ansicht berufen, auf die Beute ein verdauendes Sekret zu ergießen. So übereinstimmend alle diese Angaben sind, so enthalten sie doch offenbar einen Widerspruch: Wozu bedarf es der Phagocytose, d. h. der Verdauung innerhalb von Zellvakuolen, wenn diese Verdauung schon im Darminnern stattfindet. Greenwood kam der Lösung nahe, indem sie fand, daß „wenn rohes Fleisch aufgenommen wird, es einen bestimmten Grad der Verdauung erleidet, niemals aber Zerfall in Scheiben (discs)". Greenwood schließt sich aber nicht der so naheliegenden Annahme Parkers (l. c. S. 223) an, daß die extrazelluläre Verdauung nur „präliminär" sei, berufen, die Beute zur Phagocytose vorzubereiten, sondern meint: Daß die Phagocytose eine Eigenschaft der Zelle sei, die in der Regel „potentiell" bleibt, während dann eben die Nahrung in gelöstem Zustande aufgenommen werde. — Und in der Zusammenfassung findet sich die Behauptung: „Die Verdauung spielt sich völlig außerhalb der Entodermzellen ab." —

Bei den Actinien verstanden die Autoren das Problematische an jenem Widerspruch besser, und hier finden wir dann zwei feindliche Lager. Hier (vorbereitende) Verdauung im Magenraum — dort ausschließlich Phagocytose. Wo die Filamente nicht hingelangen, sagt Krukenberg[7]), da findet auch keine Verdauung statt (z. B. Fibrin in einer Federspule im Magen von Anthea und Sagartia). Den schleimigen Inhalt des Magenraumes aber fand dieser Autor stets fermentfrei.

---

[1]) Downing, Science, N. S., Vol. 15, 1902. p. 523.
[2]) Greenwood, Journ. Physiol. London Vol. 9, 1888, p. 317.
[3]) Hadži, Arch. Entw.-Mech. Bd. 22, 1906, S. 38.
[4]) Schäppi, Mitt. nat. Ges. Winterthur 1899.
[5]) Müller, Fr., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 9, 1850, S. 542.
[6]) Pratt, E. M., Quart. Journ. micr. Sc. 1905, p. 327; Rep. 73 Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. 1904, p. 688.
[7]) Krukenberg, Vergl. physiol. Studien Küste der Adria, Abt. 1, 1880, S. 38.

Zu anderen Resultaten kam Chapeaux[1]). Er untersuchte Sagartia, Anemonia, Hyanthus und Heliactis. Ein Stück Haliotisfuß (etwa 2 g), von den Septenwülsten umsponnen, geht innerhalb 5 Stunden vollkommen in Lösung. Der Auswurf, den die Actinien spontan entleeren, übt auf Eiweiß (unter antiseptischen Kautelen) keinerlei Wirkung aus. Anders der Saft, den man dem Tiere entnimmt, nachdem man es beispielsweise mit Carmin gefüttert hat: Dieser Saft vermag Fibrin in kleinen Mengen, aber im Ganzen nur eiweißartige Substanzen zu lösen (Fett wird emulgiert). Es ist nicht zu verwundern, daß diesen Behauptungen ein anderer Forscher entgegentrat, Felix Mesnil[2]): Bei der Entnahme der Flüssigkeit aus dem Mageninnern dürfte es unvermeidlich sein, Zellen mitzureißen, bei deren Zerfall Fermente frei werden. Mesnil überzeugte sich davon, daß der Inhalt des Actiniemmagens keine Eiweißreaktion gibt und im wesentlichen gleich dem Seewasser ist, so an Reaktion als an Wirkung auf das Fibrin, welches in beiden nicht angegriffen wird, wenn es durch Kochen fermentfrei gemacht wurde. Aber nicht einmal im Kontakt mit den Filamenten lösen sich verfütterte Blutkörperchen auf[3]) (Anemonia, Actinia, Bunodes): Verdauende Enzyme entfalten ihre Wirkung nur innerhalb der Entodermzellen. Diese Zellen (d. h. die Filamente, mit Hilfe der von den Zellen gebildeten Plasmodien) „drängen sich in alle Organe (der Beute), zerlegen sie in außerordentlich feine Teile („en font une dissection d'une finesse extrême"), verschlucken diese einzeln und verdauen sie". Durch welche Hilfsmittel dieses Zerteilen („dissection") ausgeführt wird, darüber erfahren wir nichts.

Um den Streit — wenigstens in der hier skizzierten extremsten Form — zu schlichten, habe ich[4]) Actinien (Anemonia sulcata) mit Fibrin gefüttert, das in dreifachen, jeweils mit Siegellack völlig abgeschlossenen Fleißpapierkapseln eingeschlossen war. Fleischextrakt, das dem Fibrin zugesetzt und mit dem die äußerste Hülle getränkt war, veranlaßte die Actinie, diese Kapseln von sehr beträchtlicher Größe, begierig zu schlucken. Durch Erhitzen, Tränken des Fibrins in alkoholischer Thymollösung, endlich durch zahlreiche Kontrollversuche wurde jede andere Lösungsmöglichkeit, außer durch einen, im Innern der Actinie sich befindenden Verdauungssaft ausgeschlossen: Trotzdem wurde in allen Fällen das Fibrin aus seiner dreifachen Kapsel herausgelöst[5]), die ihrerseits völlig unversehrt, sicherlich keinerlei Septalwülste (oder Acontien, wenn man ihnen nennenswerte verdauende Wirkung zuschreiben will), hätte zu dem Fibrin gelangen lassen. Hiermit ist meines Erachtens zweierlei bewiesen: 1. Es findet Fermentwirkung (auf Eiweiß) auch außerhalb der Zellen statt. 2. Auch solche Substanzen können gelöst werden, an die sich die Entodermzellen nicht unmittelbar anlegen können.

Die Frage, von der wir ausgingen, ist noch nicht beantwortet: Was soll Darmverdauung neben Phagocytose? Beim höherstehenden Tiere, etwa einem Ringelwurm oder Krebs, ist der verdauende Darmteil

---

[1]) Chapeaux, Arch. Zool. expér. (3) T. 1, 1893, p. 139. Ähnliches fand Willem.

[2]) Mesnil, Ann. Inst. Pasteur T. 15, 1901, p. 352.

[3]) Hadži, Jovan, Arch. Entw.-Mech. Bd. 22, 1906, S. 38, beobachtet bei Hydra, daß verfütterte Krötenblutkörperchen „nicht in die Entodermzellen aufgenommen wurden, sondern stark angegriffen in der Gastralraumflüssigkeit sich befanden" (S. 41).

[4]) Jordan, H., Arch. ges. Physiol. Bd. 116, 1907, S. 617.

[5]) In einem einzigen Falle blieb ein Rest vom Fibrin erhalten.

safterfüllt. In dem Saft, völlig von ihm durchtränkt, befindet sich die Nahrung, eine bestimmte Menge Nahrung verlangt eine bestimmte, stets sehr ansehnliche Menge Saft, um innerhalb der normalen Zeit gelöst zu werden. Etwas Entsprechendes kann bei den Cölenteraten nicht stattfinden. Wie wäre sonst der Auswurf der Actinien (reiner Mageninhalt), stets fermentfrei, wie wäre es so schwer, selbst im Innern des Tieres Fermentwirkung nachzuweisen, wie endlich wäre die unvollständige Lösung des Fleisches zu erklären, auf die Greenwood aufmerksam macht? Mir will scheinen, als sei der Magenraum dieser Wasserbewohner überhaupt nicht hinreichend nach außen abgeschlossen — zumal die unverdaulichen Reste der Beute zur gleichen Öffnung das Tier verlassen, die als Mund dient —, um eine wirtschaftliche Ausnützung einer extrazellulären Verdauung zu gewährleisten. Vor allem aber würde die regelmäßige Seewasserzirkulation im Innern des entodermalen Schlauchsystems, von der wir bei einigen Arten hörten, die Ansammlung größerer Fermentmengen im Magen unmöglich machen. Daher wird nur eine ganz geringe Menge Ferments außerhalb des Plasmas zur Anwendung gebracht, so gering, daß ich in einem Falle in meinen dreifachen Kapseln noch einen Rest Fibrin vorfand. Mehr als das: es erweckt den Anschein, als werde Ferment nur unter besonderen Bedingungen abgesondert. Mesnils Blutkörperchen wurden außerhalb der Zellen nicht verdaut. Möglich, daß, wie Biedermann meint[1]), die Blutkörperchen besonders resistent gegen die schwache Fermentwirkung waren, möglich aber auch, daß sie, die unmittelbar phagocytierbar sind, eine Fermentabscheidung nicht veranlaßten. Berücksichtigt man alles, was wir oben hörten, so kann man sich mit folgender Annahme recht wohl zufrieden geben: Die Berührung mit großen Beuteobjekten veranlaßt die Abscheidung geringer Fermentmengen, wohl nur von seiten derjenigen Zellen, welche das Beuteobjekt berühren (daher die Resultate, die eine Berührung der Filamenten durch die Nahrung, zu deren Lösung notwendig erscheinen lassen). Allein das Ferment, einmal abgesondert, beschränkt sich nicht auf die Berührungsstelle. Es diffundiert durch die Gewebe und bringt sie zum Zerfall, eventuell zur Lösung. Mittlerweile dringen die Filamente (wie manche Autoren angeben) in die Brechen, die das Ferment verursachte, ein, und phagocytieren alles Erreichbare. Die Nahrung ist durch Klebschleim an die Filamente fixiert worden, und so wird es verständlich, wie mit sehr geringen Fermentmengen gearbeitet werden kann. Ich überzeugte mich, daß ein Stück Sardinenfleisch, das ich verfüttert hatte, auf diese Weise äußerlich kompakt erschien, während es doch schon zu einem Haufen phagocytierbarer Partikel gelöst worden war. Zweierlei lehrte mich das mikroskopische Schnittpräparat durch Septum und daran haftende Sardinenreste: Die Filamente waren nicht in die Gewebsreste eingedrungen, also die „Dissektion" durch die Filamente im Sinne Mesnils ist zum mindesten keine Notwendigkeit. Ferner aber repräsentierte der Partikelhaufen mit dem zusammenhaltenden Schleim ein System, in welchem das Ferment recht wohl diffundieren, durch Adsorption festgehalten werden kann, ohne sich der Umgebung nachweislich mitzuteilen, ohne durch Wasserströmung oder durch gleichzeitigen Auswurf von Nahrungsresten nutzlos nach außen befördert zu werden[2]).

[1]) Biedermann, Handb. vergl. Physiol. Bd. 2, Hälfte 1, S. 477.

[2]) Ich bin auf diese Dinge ausführlicher argumentierend eingegangen, da ich mir nicht das Recht zuerkenne, diese, meine Ansichten apodiktisch vorzutragen, um

b) Die Verdauung innerhalb der Entodermzelle.

So zahlreich — wie wir hörten — die Angaben über Aufnahme in die Zellen und z. T. auch darüber sind, daß eine Lösung der phagocytierten Partikel stattfindet, so wenig wissen wir über den Vorgang dieser Lösung.

Die Reaktion in der Verdauungsvakuole.

Im Augenblicke der Bildung reagieren die Vakuolen der Entodermzellen sauer[1]) auf Lackmus, und zwar gilt dies so sehr für Siphonophoren, (Apolemia, Diphyes; Chapeaux), als für Actinien (Chapeaux, Mesnil).

Was den Zerfall selbst betrifft, so findet Chapeaux, daß in den Plasmodien Fibrinstücke innerhalb 4—20 Stunden sich lösen, Fett wird von den Zellen aufgenommen, zum Teil wieder ausgestoßen, zum Teil aber wird es langsam verdaut: es verschwindet dann in den Zellen nach mindestens 18 Stunden. Kohlehydrate hingegen erleiden keine Veränderung (20 Stunden; bei durchsichtigen Siphonophoren). Bei Actinia wird (Cellulose und) rohe Stärke ebensowenig angegriffen, hingegen gekochte Stärke langsam verdaut. Wir sehen gleich, daß Mesnil bei diesen Tieren eine Amylase findet. —

Das Hämoglobin verfütterter Blutkörperchen wird in den Entodermzellen zu einem grünen Farbstoff abgebaut, der in vieler Beziehung biliverdinähnlich ist. Diese Substanz wird von den Zellen wieder ausgestoßen.

2. Die Wirkung von Extrakten.

Neben L. Fredericq[2]) und M. Chapeaux[3]) ist es Mesnil[4]), dem wir unsere Hauptkenntnisse über Beschaffenheit und Wirkungs-

---

so weniger, als Biedermann, l. c. S. 479 folgende Kritik übt: „Leider hat es Jordan verabsäumt, den flüssigen Inhalt seiner Beutel (Kapseln) oder den aus ihrer Wand ausgedrückten Saft auf eine etwaige verdauende Wirkung zu prüfen. Ließe sich feststellen, daß eine mit Fleischextraktlösung getränkte Papierkugel nach längerem Verweilen im cölenterischen Raume Proteasen aufgenommen hat, so dürfte die ausgesprochene Ansicht wohl als bewiesen gelten können." Verabsäumt habe ich die Untersuchung nicht, denn ich fand die Kapseln jeweils am Morgen im Aquarium ausgespieen vor, nach mehrstündigem Liegen in fließendem Wasser, also ausgewaschen; ein gelegentlicher Fibrinrest bewies, daß sie fermentfrei (geworden) waren. Aber abgesehen davon verstehe ich Biedermanns Einwand nicht recht: Bewiesen ist, daß das Ferment durch die Wände dreier grober, je völlig versiegelter, einander nicht intensiv berührender Filtrierpapierkapseln gedrungen ist. Denn, da Fernwirkung sich ausschließt, weiß ich keine andere Erklärung für die Tatsache, daß das Fibrin gelöst wurde. Warum will Biedermann den Beweis erst dann gelten lassen, wenn die — wie erwiesen — eingedrungene Fermentmenge außer dem verfütterten, noch ein anderes Stückchen Fibrin auflöst? Ob auch ohne jede Berührung, mindestens einer Hülle durch die Filamente, Ferment abgeschieden wird, läßt sich auf diesem Wege nicht entscheiden; ich denke, daß diese letztere Frage durch Mesnil, zum Teil sogar durch Chapeaux, der füttern mußte, wollte er Ferment nachweisen, im negativen Sinne entschieden ist. (Als es Chapeaux gelang, nach Fütterung Ferment nachzuweisen, da bezogen sich seine Resultate offenbar auf geringe Fermentverluste.)

[1]) Außer Metschnikoff: Chapeaux, Arch. Zool. expér. (3) T. 1, 1893, p. 139; Mesnil, F., Ann. Inst. Pasteur T. 15, 1901, p. 352. Leider liegen fast nur Angaben über Lackmus vor. Meine Versuche mit Kongorot, um zu sehen, ob es sich hier um freie Säure handle, mißlangen. Auch H. E. Roaf (Journ. Physiol. London Vol. 39, 1910, p. 438) erzielte keine entscheidenden Resultate mit Kongorot. Mit Neutralrot wies auch er mit Wahrscheinlichkeit saure Reaktion in den Vakuolen der Mesenterialfilamente nach. Doch kann sie kaum sehr ausgesprochen gewesen sein. (Ähnliches mit Alizarin).

[2]) Fredericq, Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391.

[3]) Chapeaux, Arch. Zool. expér. (3) T. 1, 1893, p. 139.

[4]) Mesnil, Ann. Inst. Pasteur T. 15, 1901, p. 352.

weise von Extrakten aus den Septenwülsten der Actinien verdanken (Anemonia sulcata, Adamsia rondeletti). Dem mit Seewasser hergestellten Extrakt geht irgendwelche ausgesprochene Reaktion ab, vielmehr gleicht seine Reaktion vollkommen derjenigen des Seewassers [1]).

Die Protease. Ihren Produkten nach, sowie des Umstandes wegen, daß sie zu ihrer Wirkung keinerlei freier Säure bedarf, ist die Protease der Actinien, als dem Trypsin analog anzusehen (Fredericq, Chapeaux, Mesnil). Es handelt sich um ein Ferment, das auch noch bei ausgesprochener saurer Reaktion auf Lackmus, ohne daß gleichzeitig Alkali vorhanden sein müßte (neutral auf Methylorange), wirkt und erst versagt, wenn auch Methylorange saure Reaktion angibt. Freilich ist die Wirkung des Ferments bei neutraler bis schwach alkalischer Reaktion intensiver; doch meint Mesnil, daß es im Leben in saurem (Lackmus) Medium verdaut.

Das Temperaturoptimum liegt bei 36—45°, bei 5—8° geht die Verdauung rohen Fibrins nur mehr sehr langsam vor sich [2]) und nimmt 1—2 Monate in Anspruch. Bei 58° wird das Ferment fast völlig, bei 64° völlig zerstört.

An Produkten der Eiweißverdauung fanden sich neben „Peptonen“ [3]) (Albumosen): Tyrosin, Tryptophan.

Das Ferment erwies sich als wirksam auf Fibrin (auf gekochtes weniger als auf rohes), auf gekochtes Eiweiß, Muskelfleisch, Gelatine, Casein und rote Blutkörperchen, welche durch den Extrakt in ähnlicher Weise verändert werden wie durch das Vakuolensekret.

Fettverdauung. Der Extrakt übte auf Mandelmilch nur eine äußerst geringe Wirkung aus, während er Monobutyrin am besten bei 40° aber auch noch bei 6° zerlegte.

Amylase. Gekochte Stärke lieferte, mit dem Extrakt behandelt nur wenig Zucker, Glykogen lieferte gar keinen. Invertase war nicht nachzuweisen. Daß Chapeaux in den Entodermzellen der Siphonophoren Apolemia und Diphyes, Amylase vermißte, hörten wir und Hadži [4]) fand, daß Hydren in ihrem Magen gleichfalls Stärke nicht verdauen. In den Magen injizierte Stärke wurde von den Tieren größtenteils ausgeworfen, der Rest fand sich anderntags intakt im Mageninnern vor (S. 40).

Eine Oxydase, wie wir sie bei manchen anderen Wirbellosen kennen, fehlt. Endlich vermißte Mesnil bakterientötende Wirkung des Saftes.

E. Die Sekretion der Fermente.

Wir hörten, daß bei allen Cölenteraten innerhalb des Entoderms (freilich zuweilen auch im Ektoderm) seröse Drüsen gefunden werden [5]).

---

[1]) Im Innern der Actinie herrscht (durch Fütterung von, mit Farbstoffen imprägniertem Fibrin festgestellt), schwach alkalische Reaktion. (Jordan, Arch. ges. Physiol. Bd. 116, 1907, S. 617.)

[2]) Im Winter dürfte die Ernährung daher fast völlig eingestellt sein. Wir lernen später, daß auch die Muskelerregbarkeit bei derartig niederer Temperatur sehr wesentlich abnimmt.

[3]) Auch Chapeaux, Proteasenachweis bei Actinia equina, siehe auch Abderhalden, E. und R. Heise, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 62, 1909, S. 136.

[4]) Hadži, Arch. Entw.-Mech. Bd. 22, 1906, S. 38.

[5]) Die Verteilung dieser Zellen innerhalb des Epithels wurde oben kurz skizziert und soll hier nicht wiederholt werden. (Siehe Abschnitt: Die Beziehungen zwischen Bau und Leistungen der Verdauungsorgane S. 124). Es sei hier nur hinzugefügt, daß neben serösen (Ferment-) Drüsen, wohl allgemein auch Schleimdrüsen vorkommen, die wir ja genauer, auch in ihrer Funktion, bei Actinien kennen lernten. Bei den Hydroiden finden sie sich vornehmlich im Entoderm des Mundkegels.

Über ihre Bedeutung freilich wissen wir wenig; wir können nur vermuten, daß ihnen die Sekretion der geringen Mengen desjenigen Fermentes zuzuschreiben ist, das außerhalb der Zellen wirkt. So konnte sich Mesnil davon überzeugen, daß extrahierbare Fermente sich fast nur in den Septenwülsten nachweisen lassen, woselbst wir ja ein außerordentlich zahlreiches Vorkommen von Drüsenzellen (neben Schleimzellen) kennen lernten [1]).

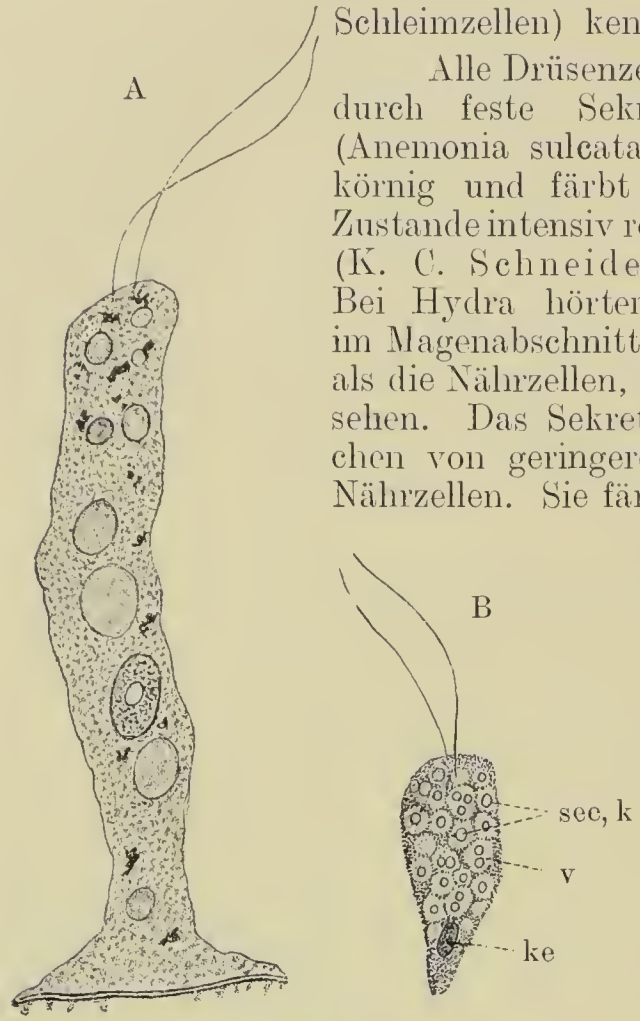


Fig. 64.

Hydra fusca, Entodermzellen, A Nährzelle, nach K. C. Schneider. sec. k Sekretkörner, v Vakuole, ke Kern. In der Nährzelle sind dunkle Exkretkörner und helle Nahrungsballen eingezeichnet, Kern mit großem Nukleolus, basal eine Ringmuskelfaser.

Alle Drüsenzellen der Cölenteraten zeichnen sich durch feste Sekretkügelchen aus. Bei Actinien (Anemonia sulcata) ist „ihr Sekret immer deutlich körnig und färbt sich mit Säurefuchsin im reifen Zustande intensiv rot, mit Eisenhämatoxylin schwarz." (K. C. Schneider, Vergl. Histol. 1902, S. 625). Bei Hydra hörten wir, daß sich Sekretzellen nur im Magenabschnitt befinden (Fig. 64), sie sind kürzer als die Nährzellen, aber gleich diesen mit Geißeln versehen. Das Sekret stellt sich dar, als solide Kügelchen von geringerer Größe, als die Einschlüsse der Nährzellen. Sie färben sich ähnlich wie die analogen Körner bei Anemonia (Schneider), ferner gelbbraun mit Osmiumsäure (Greenwood)[2]). Sie verlieren ihre Form in Säure und Alkali und lösen sich in Kochsalzlösung von 10 %. Die Sekretion geht nach K. C. Schneider (l. c. S. 580) durch Ausstoßen der Granulationen vor sich.

Daß es sich hierbei um ein verdauendes Sekret handelt, wird durch eine Beobachtung Greenwoods wahrscheinlich gemacht: Diese Zellen sind vor der Verdauung voll, hernach aber leer und unansehnlich. Langsam bilden sich die Körner dann wieder[3]). Die Versuche Mesnils durch Verfütterung verschiedener Eiweißarten, quantitative oder qualitative Unterschiede bei der jeweils sezernierten Protease (im Extrakt) nachzuweisen, schlugen fehl.

F. Vorgänge der **Absorption** sind nicht bekannt [4]).

G. Das Ausstoßen unverdaulicher Reste.

Der Mund der Cölenteraten dient zugleich als After. Vielleicht machen die Palponen der Siphonophoren insofern eine Ausnahme, als

[1]) Geringe Mengen Ferment (aber auch einzelne Drüsenzellen) fand man auch in anderen Teilen der Septen (Genitalepithel), ja in den Tentakeln. Lipase soll sich spurenweise auch im Ektoderm finden.

[2]) Greenwood, Journ. Physiol. London Vol. 9, 1888, p. 317. Vgl. auch M. Nußbaum, Arch. mikr. Anat. Bd. 29, 1887.

[3]) Siehe auch Downing, Elliot, R., Science N. S., Vol. 15, 1902, p. 523.

[4]) Vgl. auch Metschnikoff, Zool. Anz. Jahrg. 5, 1882, S. 310. Widerlegung der falschen Angabe Krukenbergs über den Weg der Absorption.

nach V. Willem[1]) ihre sehr reduzierte Mundöffnung nur mehr der Ausscheidung von Abfallstoffen dient (die aber aus den Entodermzellen der Palponen selbst stammen dürften). Die Organe der Ausfuhr sind im Allgemeinen sicherlich die Schlauchmuskeln, bei Anthozoen die Muskulatur der Septen und des Schlundes. Nach Carlgren[2]) beteiligen sich bei Actinien (und Madreporarien) auch die Cilien an der Ausstoßung, durch Umkehr ihrer, bei der Nahrungsaufnahme beschriebenen Schlagrichtung.

Bei den Actinien dürfte eine Reflexvorrichtung nachzuweisen sein, berufen, unverdauliche Reste nach außen zu befördern, aber erst dann, wenn sie wirklich leerverdaut sind. Der Ausstoßreflex wird also offenbar durch den Reiz gehemmt, den die sich lösenden Nährsubstanzen auf die Sinneszelle des Entoderms ausüben. Muschelschalen wurden nach viel längerer Zeit erst ausgespieen, als meine Papierbeutel mit ihrem geringfügigen Inhalt (Fibrin). Ja einmal wurde solch ein dreifacher Beutel vor völliger Verdauung des Fibrins wieder ausgestoßen, offenbar reichte die geringe herausdiffundierende Lösung nicht hin, den Auswerfreflex zu hemmen. Fügte ich dem Beutelinhalt eine gewisse Menge Liebigs Fleischextrakt hinzu, so — schien mir — wurden die Kapseln länger im Cölenteron behalten, jedenfalls erst nach völliger Verdauung des Fibrins entleert[3]). —

H. Wiederaufbau der Nahrungsstoffe, ihr weiteres Schicksal, Reserven.

Wir müssen annehmen, daß die in den Vakuolen der Entodermzellen verdauten Stoffe vom Plasma, wie bei Protozoen absorbiert werden, und dann entweder sogleich an andere Elemente weitergegeben, oder im Plasma der Entodermzellen wieder zu dem aufgebaut werden, was sie vor der Verdauung waren: Eiweiß und Neutralfett. Es liegen mehrere Andeutungen darüber vor, daß wenigstens ein Teil dieser Synthese in den Entodermzellen vor sich geht. So von Greenwood für Fett[4]) (S. 327). Ferner findet man in den Darmphagocyten der Cölenteraten gewisse Substanzklumpen, die von manchen Autoren als wiederaufgebautes Eiweiß, wohl als Eiweißreserve, keineswegs aber, als noch unverdaute phagocytär aufgenommene Nahrung angesehen werden (Fig. 64 A). Die Gleichmäßigkeit der Körner, für die im Magenraum kein Analogon zu finden ist, ferner der Umstand, daß sie auch in den Entodermzellen von Fußpartie und Tentakeln vorkommen, in deren Bereich Partikel entsprechender Größe im Schlauchinnern nie gefunden werden, sprechen für diese Annahme (Greenwood S. 322). Greenwood beobachtete auch verschiedene Stadien der Bildung dieser Körner: am freien Zellrande sind sie noch unfertig, trüb und aus vielen Teilchen zusammengesetzt, an der Zellbasis aber sind sie homogen. In späteren Stadien der Verdauung sind alle „nutritive spheres" homogen. Daß diese rundlichen, stark lichtbrechenden Körner aus eiweißartiger Substanz bestehen, ergibt sich, unter anderen Reaktionen, aus ihrer leichten Färbbarkeit durch histologische Kernfarbstoffe. (Alles auf Hydra bezogen.)[5])

[1]) Willem, Bull. Acad. Belgique (3) T. 27, 1894, p. 354 (spez. p. 362) Apolemia uvaria.

[2]) Carlgren, Biol. Zentralbl. Bd. 25, 1905, S. 308.

[3]) Jordan, Arch. ges. Physiol. Bd. 116, 1907, S. 617.

[4]) Greenwood, Journ. Physiol. London Vol. 9, 1888, p. 317.

[5]) Neben Greenwood, l. c. auch Parker, Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 20, 1880, p. 219; K. C. Schneider, Lehrb. vergl. Histol. S. 579.

Aueh bei anderen Hydroiden, z. B. Cordylophora lacustris[1]), wo sie nicht nur in den einzelnen Teilen der Polypen, sondern aueh im Cönosark vorkommen (viel im Hydroeaulus, wenig in der Hydrorhiza)[2]), und bei Anemonia suleata werden solehe Körner beschrieben (K. C. Sehneider, Vergl. Histol. S. 629). Möglieherweise gilt für die hier, bei Anemonia beobaehteten Körner und Ballen, die vornehmlich an den Septenwülsten nebst Grenzstreifen auftreten, das nämliehe, wie für die Körner der Hydrazelle.

Was nieht dergestalt in den Entodermzellen gestapelt wird, gelangt sieherlich in die übrigen Gewebe, zu deren Ernährung oder zur Speicherung. Elliot R. Downing[3]) gibt an, daß bei Hydra das Fett, das die Entodermzellen aufgenommen haben, in die Ektodermzellen wandert, um daselbst gespeiehert zu werden. Bei Rippenquallen aber sollen nach Metsehnikoff[4]) die durch Phagocytose aufgenommenen Substanzen an Wanderzellen abgegeben werden, die möglieherweise sie zu verteilen berufen sind[5]).

J. Einfluß von Hunger und Ernährung auf die Körperbeschaffenheit von Hydra.

Naeh Hadži[6]) hängt „die durehschnittliehe Größe der Hydra von der Größe der alltägliehen Nahrungstiere (Futtertiere) ab. Grüne (wie die nichtgrünen) Hydren, welehe sich von Daphnien ernähren, sind selbst fünfmal so groß, wie diejenigen, die sieh von Noteus (Rotatorium) ernähren, in der Mitte stehen diejenigen, die sich von Cypris ernähren. Wenn man die Hydra, welehe sich von Cypris ernährt, allmählich an größere Nahrung (Daphnien) gewöhnt, so wäehst sie an bis zu einer gewissen Größe, und bleibt konstant, solange sie dieselbe Nahrung bekommt. In entgegengesetzter Richtung gelingt es auch, Hydra zu verkleinern" (S. 40). Durch Hunger werden außerordentlich starke Reduktionsersehcinungen bei Hydra herbeigeführt, bis das Tier sich zu einer geradezu embryonalen Form, einer mundlosen, zweischichtige Blase zurückgebildet hat[7]).

Die Würmer.

I. Die Plattwürmer (Plathelminthen).

Drei Ordnungen werden uns beschäftigen: 1. Die Strudelwürmer (Turbellarien), II. die Saugwürmer (Trematoden), III. die Bandwürmer (Cestoden). Die Strudelwürmer sind meist freilebende Tiere, die Saug-

[1]) Pauly, R., Inaug.-Diss. phil. Fak. Rostock 1909. Pauly nennt die Körner „Dotterkörner".

[2]) Vgl. auch Schulze, Franz Eilhard, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris etc. Leipzig 1871.

[3]) Downing, Science N. S., Vol. 15, 1902, p. 523.

[4]) Metschnikoff, Zool. Anz. Jahrg. 3, 1880, p. 262.

[5]) Bezüglich anderer Substanzen, die man hier anreihen könnte, siehe: Dorée, Charles, On the Presence of Cholesterol in the Coelenterata. Journ. Physiol. London Vol. 37, 1908, p. LVIII; Cotte, Jules, C. R. Soc. Biol. Paris T. 62, 1907, p. 552 rotes Lipochrom bei Actinia mesembryanthemum. Hematin und Biliverdin, deren Existenz Mac Munn (Phil. Trans. R. Soc. London T. 176, 1886, p. 641) behauptet, sind nicht nachzuweisen.

[6]) Hadži, Arch. Entw.-Mech. Bd. 22, 1906, S. 40.

[7]) Beringer, Julius, Zool. Anz. Bd. 36, 1910, S. 271.

und Bandwürmer durchweg Parasiten. Die beiden letzteren Ordnungen unterscheiden sich aber, was ihre Ernährung anbetrifft, sehr wesentlich voneinander: Während die Saugwürmer mit Mund und Darm versehen sind, Gewebsteile (z. B. Blut) des Wirts aufnehmen und verdauen, leben die mund- und darmlosen Bandwürmer im Darm ihrer Wirte, diesem die Arbeit des Verdauens überlassend, und sich darauf beschränkend, den gelösten Darminhalt mit der Körperoberfläche zu absorbieren. Von einer eigentlichen Verdauung der Bandwürmer kann demnach keine Rede sein.

Strudel- und Saugwürmer hingegen sind einander recht ähnlich, man kann ihre Ernährungseinrichtung wie folgt charakterisieren: Das ganze Tier ist vergleichbar einer verschieden geformten, meist aber ziemlich platten Scheibe, deren Hauptmasse durch ein kompaktes Gewebe, das Parenchym, dargestellt wird. Dieses aus Bindegewebe und, sich in den Hauptrichtungen kreuzender Muskulatur bestehend, bettet alle Organe in sich ein. Das Parenchym muß ernährt werden, wobei zu beachten ist, daß diesem Grundgewebe ein säfteleitendes Kanalsystem fehlt. So finden wir bei den höchstentwickelten Vertretern dieser Klasse einen Zustand ausgebildet, der an die Medusen erinnert: Das ernährende Kanalsystem wird von dem Darm, mit seinen reichen Verästelungen selbst gebildet, ein Kanalsystem, das mit verdauendem Epithel bekleidet, das Parenchym durchsetzt. Bei den niederen Formen (z. B. vielen rhabdocölen Turbellarien) fehlen die Darmverästelungen völlig. Hier muß die assimilierte Nahrung auf anderem Wege den einzelnen Gewebselementen zugeführt werden, wie ja auch bei den Cestoden. Wir haben es dann mit einem einfachen verdauenden Raume zu tun, vergleichbar dem „Magen" eines Hydroidpolypen, der im Parenchym eingebettet, mit der Außenwelt nur durch einen Mund kommuniziert. Bei den „niedrigst" organisierten Strudelwürmern, den Acölen, lernen wir das eigentümliche Verhalten kennen, daß die verdauenden Zellen selbst eine Art Parenchym ohne Darmhohlraum bilden, das Syncytium.

Für beide Ordnungen der Plattwürmer gilt, daß ihre Darmzellen noch durchaus nach Art der Protozoen ihre Nahrung durch „Phagocytose" aufnehmen: daß ferner ein After fehlt, daß aber der Mund mit zum Teil recht komplizierten Organen der Nahrungsaufnahme versehen ist, die ein Teil des (ektodermalen) Vorderdarms selbst sind.

1. Die Strudelwürmer (Turbellaria).

Die Ordnung der Strudelwürmer wird in 5 Unterordnungen eingeteilt (Lang, v. Graff. Wilhelmi)[1]:

1. Acöla.		Acölata,
2. Rhabdocöla	Rhabdocölidae	Cölata
3. Alloeocöla		
4. Tricladidea	Dendrocölidae	
5. Polycladidea		

Die Unterscheidungsmerkmale dieser Unterordnungen sind gerade für uns von Wichtigkeit. Die Acölen haben an Stelle eines Darmes

[1]) Ich verdanke Herrn Dr. J. Wilhelmi eine ganze Anzahl wesentlicher Angaben über die Strudelwürmer, die er mir gelegentlich der Durchsicht des Manuskripts dieses Teiles machte. Er stellte mir auch in liebenswürdigster Weise unveröffentlichte Notizen über die Biologie der paludicolen Tricladen zur Verfügung.

ein eigenartiges verdauendes Parenchym, in Form eines sog. Syncytiums. Die Rhabdocölen haben einen weiten „stabförmigen" Darm, der nur kleine Aussackungen (Divertikel) trägt. Die Alloeocölen haben einen dreigeteilten Darm, dessen beide Hinteräste sich hinten vereinigen. Auch der Darm der Tricladen ist dreigeteilt, doch verlaufen die beiden Hinteräste normalerweise getrennt und alle drei Äste weisen Divertikel auf, die mehr oder weniger verästelt sind. Endlich finden wir bei den Polycladen einen primären Hauptdarm, von dem mehrere sekundäre Äste, strahlenförmig angeordnet, ausgehen, die sich weiter verästeln (Fig. 67).

Gemeinsam ist allen (soweit für uns von Wichtigkeit) der bauchständige Mund und das Fehlen eines Afters.

A. Die Nahrung der Strudelwürmer.

Die Strudelwürmer sind fast durchweg Räuber, denen eine ganze Anzahl kleinerer und größerer Tiere zur Beute dient: Hydrozoen (werden z. B. von Microstomum gefressen), Rädertierchen, andere Turbellarien, Nematoden, Nemertinen, Anneliden, kleine Crustaceen; dann größere Tiere (insbesondere wenn sie verletzt sind), wie Schnecken, unter den genannten Anneliden auch Regenwürmer, Insektenlarven, selbst Fische[1]). Bei Cercyriden kommt Kannibalismus vor. Neben lebenden, dienen angeschwemmte tote Fische häufig zur Nahrung, insbesondere von Meerestricladen (Gattung Procerodes). Wilhelmi[2]) konnte Procerodes lobata und Procerodes dohrni mit Fischfleisch und Fischblut ködern. Manche Polycladen[3]), Tricladen, Alloeocölen und Rhabdocölen (Wilhelmi) nehmen Schlamm mit den darin enthaltenen Kleinwesen oder Detritusteilchen (reich an Bakterien, die z. B. von Microstomum gefressen werden — Wilhelmi)[4]) auf. Wilhelmi berichtet mir von einer unbeschriebenen Rhabdocölenart, die massenhaft in den „biologischen Tropfkörpern" der Kläranlagen vorkommt.

Manche Rhabdocöliden, z. B. Microstomum ferner Planarien lassen sich mit Eigelb füttern.

Seltener wird von den Strudelwürmern pflanzliche Nahrung aufgenommen. So fressen nach v. Graff[5]) Acöla zuweilen Diatomeen. Die Rhabdocölen fressen viel Algen und Diatomeen. Wilhelmi[6]) sah ein Stenostomum (?), das ein Exemplar von Closterium gefressen hatte, welches ¾ der Körperlänge des Rhabdocöls besaß. Nach R. Pearl[7]) soll auch Planaria gelegentlich pflanzliche Stoffe aufnehmen.

Die Turbellarien sind sehr gefräßig. Lehnert[8]) berichtet, daß Placocephalus kewensis, der fast nur lebende Regenwürmer frißt, bis zu ¼ seines Körpergewichtes an Nahrung aufzunehmen vermag, und

---

[1]) z. B. Meerestrieladen können lebende Exemplare von Solea und Julus u. a. anfallen und unter Umständen „verniehten".

[2]) Wilhelmi, Julius, Fauna, Flora d. Golfes von Neapel Nr. 32, 1909 (Trieladen), S. 78.

[3]) Lang, Arnold, Fauna, Flora d. Golfes von Neapel Nr. 11, 1884 (Polyeladen).

[4]) Manuskript.

[5]) v. Graff, Turbellaria in Bronns Klassen und Ordnungen Bd. 4, 1905, Die Organisation der Turbellaria aeoela. Leipzig, Engelmann, 1891.

[6]) Manuskript.

[7]) Pearl, R., Quart. Journ. mier. Se. N. S., T. 46, 1903, p. 509.

[8]) Lehnert, G. H., Areh. Naturgeseh. Jahrg. 57, 1891. S. 306.

nach Wilhelmi sollen Meerestricladen zuweilen soviel fressen, daß ihr Körper nach der Mahlzeit fast doppelt so dick ist als zuvor.

Neben Fällen von Parasitismus sind auch Fälle von Symbiose bekannt: z. B. bei Acölen (Gattung Convoluta), Symbiose mit grünen Algenzellen, die sich unter dem Epithel, also in den oberflächlichen Schichten des Parenchyms befinden (v. Graff, s. Fußnote 5 S. 150). Die bedeutendste Rolle spielt Symbiose bei C. roscoffensis. Die Zoochlorellen dieser Tiere sind, im Gegensatze zu den bei anderen Evertebraten beschriebenen, membranlos (G. Haberlandt, siehe v. Graff). Die Zoochlorellen außerhalb des Wirts zu kultivieren, mißlang völlig. Doch ist nicht daran zu zweifeln, daß wir es auch hier mit symbiotischen Algen zu tun haben, denn Keeble und Gamble[1]) konnten zoochlorellenfreie Exemplare von C. roscoffensis mit den grünen Organismen infizieren. Convoluta roscoffensis dürfte diejenige Tierart sein, bei der wir die besten Argumente zugunsten der Annahme einer Ernährung des Wirts durch die Zoochlorellen besitzen. Haberlandt beobachtete niemals Nahrung in den zahlreichen von ihm untersuchten Tieren[2]); sie sind positiv phototaktisch, bieten also gleich den von Bohn untersuchten Actinien, den Zoochlorellen möglichst gute Assimilationsbedingungen. Dabei sind in der Norm die Zoochlorellen unserer Convoluta sehr arm an Stärke, weisen aber große Mengen dieser Substanz in den Chromatophoren auf, wenn infolge „Kränkelns" der Würmer, deren Ernährungsbedürfnis stark gesunken ist. Daraus kann man schließen, daß die grünen Zellen normalerweise einen großen Teil des Assimilats an den Wirt, an den sie so völlig angepaßt erscheinen, abgeben. Haberlandt beobachtete nun häufig, daß infolge der heftigen Bewegungen des Wurms einzelne Zoochlorellen deformiert, und Fortsätze und Läppchen von ihnen abgerissen wurden. Diese, meint er, würden im Gegensatze zu den intakten grünen Zellen verdaut und lieferten dem Wirt die nötige Eiweißnahrung, um so mehr, je mehr er sich — die Zoochlorellen deformierend — bewege, je mehr Nahrung er also brauche, die Kosten der Bewegung zu bestreiten.

C. Schultzei nimmt trotz seiner Zoochlorellen auch tierische Nahrung auf (Kruster, Turbellarien). Bei C. paradoxa finden sich statt der Zoochlorellen Zooxanthellen. —

Einen eigenartigen Fall von Kommensalismus, bei dem die Planarie aber der Gast und Limulus (der sog. Pfeilschwanzkrebs) der Wirt ist, hat J. Wilhelmi[3]) aufgeklärt: Bdellouriden leben auf Limulus, sich an ihm anheftend. Legt man einen Limulus auf die Rückenfläche und füttert ihn mit Regenwürmern, Fisch- oder Pferdefleisch, so sammeln sich die Bdellouriden auf den Kieferfüßen des Limulus. Hier bemächtigen sie sich der im Wasser flottierenden Partikel, der von Limulus zermalmten Nahrung. Nach der Fütterung des Limulus säubern sie dessen Kieferfüße von den Nahrungsresten. An das Leben auf dem Wirt sind diese Turbellarien in eigenartiger Weise angepaßt.

---

[1]) Keeble und Gamble, Proc. R. Soc. London Vol. 77, B., 1906, p. 66.

[2]) Beachtenswert ist, daß C. roscoffens., allerdings auch C. Schultzei, die trotz Zoochlorellenbesitzes Nahrung aufnimmt, die Rhabditen (siehe unten) fehlen. Ihre Nesselorgane dürften nicht dem Beutefang dienen (v. Graff).

[3]) Wilhelmi, Zool. Anz. Bd. 34, 1909, S. 723; Fauna und Flora d. G. v. Neapel Nr. 32, 1909, S. 113 ff.

B. Nahrungsfang und Aufnahme. Die Leistungen des Vorderdarms.

Die Turbellarien sind befähigt auf Beute in der Entfernung zu reagieren: sie „wittern" die Beute[1]). Wilhelmi gelang es, Seetricladen mit Fischfleisch zu ködern. Das „Geruchsorgan" beschäftigt uns andernorts.

Zum Fang der Beute und ihrer Bewältigung sind die Strudelwürmer mit einer Reihe von Hilfsmitteln ausgestattet.

1. Mikroskopisch kleine Waffen. In erster Linie handelt es sich um mikroskopisch kleine Hilfsmittel, von denen freilich nicht immer nachgewiesen werden kann, daß sie dem Angriff auf Beute dienen. Folgende Waffen kommen vor: a) Einzellige Drüsen, die ein Sekret bilden, das in der Zelle selbst zu Stäbchenform erstarrt (Rhabditen). Die Stäbchen sind verschieden lang (2—20 μ) und verschieden gestaltet. Bei den Acölen liegen Rhabditenzellen epithelial, bei den anderen Formen entstehen sie im Parenchym, nicht ohne durch einen plasmatischen Strang mit dem Epithel in Verbindung zu stehen, einen Strang, der die gebildeten Rhabditen in die Epithelzellen leitet, wo sie gewöhnlich zu Paketen angeordnet, abgelagert werden[2]). (Beispiel: Die Triclade Dendrocölum lacteum nach K. C. Schneider.) Die Beute soll von diesen Stäbchen überschüttet werden, die Stäbchen quellen dann zu einem zähen Schleim auf, der Flucht- und Abwehrbewegungen der gejagten Tiere verhindert (v. Graff[3]).

b) Neben den Rhabditen finden sich zelluläre Apparate, die man mit Nesselzellen vergleichen kann. Bei Convoluta Schultzei und C. roscoffensis, Formen, denen unter allen Acölen einzig die Rhabditen fehlen, beschreibt v. Graff im Epithel diese „Sagittocysten" als spindelförmige Blasen, bis 50 μ lang, mit flüssigem Inhalt, in dem eine „starre, scharfspitzige zentrale Nadel enthalten ist". Unter Sprengung der distalen Membran jener Blase, wird die Nadel und die Flüssigkeit ausgestoßen. Auch den Cölaten sollen Sagittocysten nicht fehlen[4]). Bei Microstomum fand man Nesselkapseln, die nach Martin jedoch den gefressenen Hydren entstammen sollen. Die Bedeutung der verschiedenen Nesselorgane ist nicht bekannt, verschiedene Meinungen wurden geäußert. v. Fürth[5]) brachte Planarien mit der Zunge in Be-

---

[1]) Pearl, R., Quart. Journ. micr. Sc. N. S., T. 46, 1903, p. 509; Wilhelmi, Zool. Anz. Bd. 34, 1909, S. 723; Mitt. Zool. Stat. Neapel Bd. 18, 1908, S. 649; Fauna und Flora d. G. v. Neapel Nr. 32, 1909.

[2]) Solch ein Leitungskanal kann nach Wilhelmi (Fauna u. Flora Neapel Nr. 32, 1909, S. 155) auch fehlen; trotzdem aber wandern die Rhabditen unmittelbar an die Oberfläche des Körpers.

[3]) l. c. in Bronn und a. a. O., ferner A. Lang, (die Polycladen des Golfes von Neapel, Fauna und Flora, Nr. 11. Leipzig 1884). Nach Wilhelmi spielen bei den Seetricladen, die Rhabditen beim Beutefang keine Rolle. Diese Tiere saugen und fressen an toten oder lebenden Fischen, Würmern etc., „wobei ihnen die Rhabditen, weder als Waffen, noch als Schleim von Nutzen sein können". Nach diesen und anderen Argumenten sind die Rhabditen nicht als Angriffs- (Jagd-) Waffe, sondern „als Schutzorgane aufzufassen, die bei Druck aus dem Epithel zur Erhaltung desselben heraustreten und bei stärkerem Druck zu einem glättenden Schleim zerfallen". (Fauna und Flora d. G. v. Neapel, Nr. 32, 1909, S. 48—49). Wilhelmi glaubt, daß die Rhabditen bei allen Turbellarien die gleiche Funktion haben. Es muß hierzu bemerkt werden, daß in der Tat bei gut beobachteten Fällen von Beutefang durch Tricladen (auch des süßen Wassers) von den Rhabditen keinerlei Gebrauch gemacht wurde (siehe weiter unten die Darstellung einiger solcher Fälle).

[4]) v. Graff, L., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 30, Suppl., 1878, S. 457. Auf die Form dieser Waffen und die Art ihrer Geschosse können wir hier nicht weiter eingehen.

[5]) v. Fürth, Vergl. chem. Physiologie. Jena, G. Fischer, 1903, S. 307.

rührung. Er empfand Brennen und es trat Schwellung der Schleimhaut, auf. Erscheinungen, die dafür zu sprechen scheinen, daß diese Nesselorgane als Waffe und nicht als Reizapparate bei der Begattung (v. Graff, bei Acölen) aufzufassen sind [1]). Allein die Waffen der Strudelwürmer sind so mannigfach, daß über ihre biologische Bedeutung auf so einfache Weise, die definitive Entscheidung nicht herbeigeführt werden kann. c) Denn zu den angedeuteten Gebilden kommen noch eigenartige Drüsen, die — zum Teil — möglicherweise wieder im Dienste der Jagd stehen: Einzellige Schleimdrüsen, am Vorderende des Tieres („Stirndrüsen") produzieren einen Schleim, der in ähnlicher Weise Verwendung finden soll, wie die Rhabditen: die Beute unbeweglich zu machen (v. Graff). Diese Drüsen sollen vornehmlich bei hervorragend räuberischen (Küsten-) Formen nachzuweisen sein. Endlich sind „Giftdrüsen" zu erwähnen, einzellige epitheliale Drüsen, z. B. bei Dendrocölum lacteum in der ganzen Haut, aber in besonderer Form an den Kanten des Tieres (K. C. Schneider, Lehrbuch vergl. Histol. S. 293 ff.). Bei den wenigen Convoluta-Arten, bei denen sie vorkommen, beschreibt v. Graff eine besondere Anordnung eines Teiles dieser Drüsen, des „oralen Paares". Derartige Drüsen sind „muskulöse kugelige Blasen, die mit einer chitinösen Spitze versehen sind, durch welche der aus glänzenden Körnchen bestehende Blaseninhalt unter heftigem Vorstoß der Spitze ejakuliert wird"; dann nämlich, wenn die Spitzen in ein Beuteobjekt eingedrungen sind: „Das „orale" Paar, ist in der Höhe des Mundes den Seitenrändern des Körpers derart eingepflanzt, daß während des Einschlages der Seitenteile (beim Fange der Beute), die Spitzen zur Mundöffnung konvergieren" (v. Graff) [2]).

2. Fangbewegungen. Dieses „Einschlagen der Seitenteile" der, das Tier darstellenden Scheibe, und zwar dem Munde zu, ist bei unseren Convoluten die wichtigste Fangbewegung, wobei dann, wie erwähnt, auch noch die Giftdrüsen in Wirkung treten.

Im ganzen aber hängen die Bewegungen, die ein Strudelwurm zum Fange ausführt, von mancherlei Umständen ab: Vor allem von der Beweglichkeit des Wildes und von der Vollkommenheit desjenigen Organes, mit dem höhere Turbellarien in erster Linie ihre Opfer ergreifen, dem Schlundkopf. Höhere Turbellarien (Planarien nach Pearl l. c., Trieladen i. Allg. nach Wilhelmi) bemächtigen sich wenig- oder unbeweglicher Beute, wie z. B. Sardinenstücke sie darstellen, dadurch, daß sie auf diese hinaufkriechen. Wurde auf diese Weise die Nahrung in die Nähe des Mundes gebracht, so tritt der Pharynx in Wirksamkeit.

Auch bewegliche Beutetiere, wie Daphnien, werden — wie Wilhelmi [3]) in seinen Gläsern häufig beobachtete — auf diese Weise von Planarien ausgesogen, nachdem sie sich im Schleime gefangen haben, den diese Würmer reichlich ausscheiden. Microstomum lineare lebt wie angedeutet, unter anderem auch von Hydren, die es sozusagen abweidet. Eigenartig ist, daß die Hydren ihrerseits nicht versuchen, den Angreifer zur Beute zu machen, obwohl sie Daphnien, die eventuell viel größer sind

[1]) Siehe auch Geddes, P., Proc. R. Soc. London 1897, p. 449, der bei Convoluta schultzei, freilich ohne eigentlichen Erfolg, versucht hat, das Gift der Sagittocysten darzustellen.

[2]) Nach Wilhelmi (Fauna und Flora d. G. v. Neapel Nr. 32, 1909, S. 40) dürften jedoch bei den marinen Tricladen alle diese Drüsen im Dienste der Lokomotion stehen.

[3]) Manuskript.

als Microstomum, ohne weiteres verschlucken (Immunität des Microstomum gegen das Nesselkapselgift [1]).

Wilhelmi [2]) nimmt an, daß die meisten Planarien zum Fang der Daphnien und namentlich der flinken Cyclopiden nicht imstande sind. Die Beute scheint sich, wie angedeutet, in der Regel in Schleim zu fangen, oder sie wird anderen Tieren, die sich ihrer zu bemächtigen wußten (Hydren, in einem Falle Clepsine), abgenommen (gelegentliche Beobachtung). Nur bei Dendrocölum lacteum beobachtete Wilhelmi (Manuskript) den Fang von Daphnien, der hier aber nicht mit dem Pharynx erfolgt, sondern mit einer saugnapfartigen Bildung am Kopfe. Die Fangbewegung besteht aus einem pfeilgeschwinden Vorschnellen des zuvor eingezogenen Kopfes, naturgemäß unter gleichzeitiger Verschmälerung der vorderen Körperhälfte. Am Vorderrande des Tieres münden

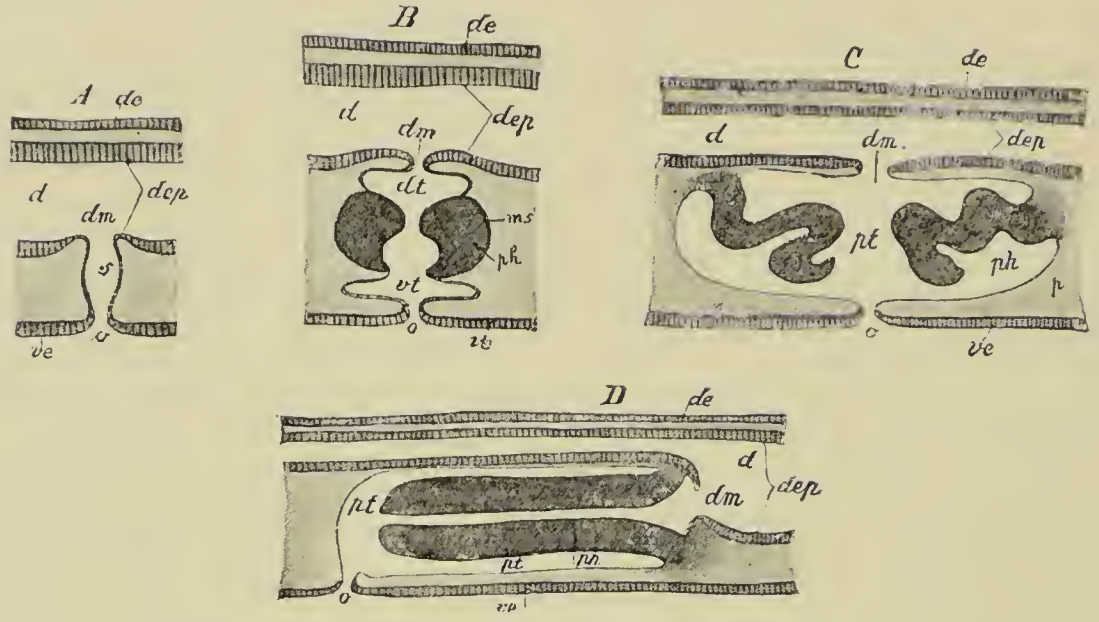


Fig. 65.

A—D Diagrammatische Darstellung des Pharyngealapparates von Turbellarien. A von Convoluta, B von Mesostoma, C von Planocera, D von Prosthiostomum (Sagittalschnitt). de Dorsales Körperepithel, vc Ventrales Körperepithel, o Mund, dm Darmpforte, pt Pharyngealtasche, ph Pharynx, d Darm, dep Darmepithel, s Schlund, p Parenchym, dt dorsale Schlundtasche, vt ventrale Schlundtasche, ms Muskellamelle (nach Lang).

Schleimdrüsen, mit deren Sekret die Beute nun unbeweglich an der Unterlage festgeklebt wird. Der Räuber kriecht über sie und saugt sie aus. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese Fangweise auch von anderen Tricladen, die solch einen, in der Nähe des Vorderendes liegenden Saugnapf besitzen, ausgeführt wird.

Das wichtigste Organ (des Nahrungserwerbes und) der Nahrungsaufnahme ist der Pharynx, den wir kurz kennen lernen wollen.

3. Der Bau und die Funktion des Schlundkopfs (Pharynx) der Turbellarien [3]).

Während den Acölen (Fig. 65 A) ein eigentlicher Pharynx fehlt, und ein einfaches Schlundrohr in das Darmsyncytium führt, bildet sich

[1]) Diese Immunität scheint auch den Planarien zuzukommen. Wilhelmi hat beobachtet, daß Planaria lugubris einer Hydra, die erbeutete und mit Nesselkapseln getötete Daphnie abnahm.

[2]) Manuskript.

[3]) Lang, A., Lehrbuch vergl. Anat.

bei fast allen Strudelwürmern mit hohlem Darm, am Schlundrohr ein ringförmiger Muskelwulst aus, den wir Pharynx nennen und der mit bewimpertem Plattenepithel überzogen, stets mehr oder weniger weit in die lichte Weite des Schlundes ragt, nach außen aber sich scharf vom Parenchym absetzt. Ragt der Wulst nur um ein Geringes vor (bei den meisten Rhabdocölen), so erhalten wir einen sog. Pharynx bulbosus (Fig. 65 B). Komplizierter liegen die Dinge bei den Dendrocölen: Der gesamte Muskelring, den wir Pharynx nennen, ragt in einen Hohlraum der mit der Außenwelt in Beziehung steht, und den man „Pharyngealtasche" (pt) nennt. Diese muskuläre Ringfalte („Pharynx plicatus") kann kürzer, dafür aber mannigfach gefaltet, und in allen Teilen äußerst beweglich (Fig. 65 C), oder aber rüsselförmig verlängert, mit dickerer Wand versehen sein (D). Wir können diese Gebilde vergleichen mit dem Rüssel eines greifarmlosen Cölenteraten (Siphonophoren, Medusen); gleich diesem kann der Pharynx der Strudelwürmer vorgestreckt werden[1]) und durch seine Bewegungen Beute ergreifen. Handelt es sich um den gefalteten (krausen, oder kragenförmigen) Typus (C), welcher bei den Polycladen vorherrscht, so kommt recht eigentlich die individuelle Beweglichkeit der einzelnen Wandteile in Betracht. „Aus der Mundöffnung vorgestülpt (vorgeschoben), kann sich ein solcher Pharynx zu einer weiten Haut tuchartig ausbreiten und die Beute allseitig umhüllen, so etwa, wie man einen Gegenstand in ein Tuch einhüllt" (Lang, Lehrbuch A. 1). Der rüsselartige Typ (D), (der in erster Linie allen Tricladen zukommt), kann durch einfache Verkürzung der Ringmuskeln derartig verlängert (und nebenher dünn gemacht) werden, daß er weit zum Munde heraus vorgestreckt wird [2]). Er kann hierbei eine Länge annehmen, die derjenigen des Tieres selbst zuweilen gleichkommt. (Wilhelmi, Fauna, Flora S. 83). Sobald die „Witterung" einer Beute (diffundierende Säfte, zumal verletzter oder zerschnittener Tiere) den Strudelwurm trifft, so tritt der Pharynx hervor und führt hin und her tastende Bewegungen aus, bis er die Beute findet und sich an ihr festsaugt (Sinnesfunktion des Pharynx — Wilhelmi). Auf diese Weise sah Wilhelmi Bdellouriden kleine, im Wasser flottierende Fleischstücke auffangen (einsaugen). Alles dieses gilt sowohl für marine als paludicole Tricladen.

Die Nahrungsaufnahme durch den Pharynx. Der Pharynx bulbosus der Rhabdocölen dient nicht zum Vorstoßen. Seine Leistung dürfte sich auf Erweiterung (und Verengerung) des Mundes beschränken. Wilhelmi sandte mir eine Skizze, die zeigt, wie solch ein primitiver Pharynx den Mund zu erweitern vermag, wenn die Tiere weiche Substanzen, wie verfüttertes Eigelb fressen (Microstomum).

Bei den Tricladen ist der Pharynx das eigentliche Organ der Nahrungsaufnahme. Er verfügt über ungemeine Saugkraft. Dieser Pharynx wird „in den Nährkörper eingeführt und festgesaugt. Die Nahrungsballen bemerkt man bei fortgleitenden Kontraktionen des Pharynx

---

[1]) Nur beachte man, daß der Pharynx der Turbellarien im Gegensatz zum „Rüssel" eines Siphonophorenhydranten in der Ruhe nicht offen zutage tritt, sondern sich, wie angedeutet, in der pharyngealen Tasche befindet.

[2]) Die Verlängerung durch Ringmuskelverkürzung lernten wir am Actinienfangarm kennen und begegnen ihr noch verschiedentlich (z. B. bei der Bewegung der Würmer). Es mag hier nebenher erwähnt werden, daß bei einigen wenigen Tricladenarten zuweilen mehrere solche Rüssel vorkommen. (Phagocata gracilis u. a.). Vgl. z. B. J. Wilhelmi, Zool. Anz. Bd. 34, 1909, S. 673. Bei solcher „Polypharyngie" soll nur je ein Pharynx Nahrung aufnehmen (Steinmann, Deutsch. Zool. Ges. 1911).

in den Darm gleiten" (Wilhelmi[1])). Ein wie kräftiger Saugapparat der Pharynx ist, ergibt sich aus der, von Wilhelmi (l. c. S. 676) öfters beobachteten Tatsache, „daß Tiere ihren Pharynx nicht von dem Nährkörper loslösen konnten, so daß derselbe abriß" (Procerodes).

Handelt es sich um große Beute, wie in den meisten Fällen wohl, die nicht auf einmal durch den Pharynx in den Darm treten kann, so müssen wir annehmen, daß durch die heftigen Saugbewegungen, Fleischstücke abgerissen und eingesogen werden (Wilhelmi, Tricladen)[2]). Bei Landplanarien aber, die von Schnecken leben, glaubte v. Kennel[3]) eine andersartige Nahrungsaufnahme nachweisen zu können: nach ihm vermögen sie durch ausgespieenen Saft, das Fleisch kleiner Schnecken (Subulinen), in deren Schale zu lösen, das Lösungsprodukt aber aufzusaugen. Wo der hierzu notwendige Saft herstammt, steht nicht fest. Lang[4]) macht bei Polycladen gewisse Drüsen („Speicheldrüsen") für die Bereitung desjenigen Saftes verantwortlich, der nun bei dieser Gruppe möglicherweise große Beuteobjekte innerhalb des sehr dehnungsfähigen Pharynx soweit löst, daß die Zerfallsprodukte in den Darm eintreten können. Damit würde der Pharynx der Polycladen nicht nur als zweckmäßiges Greiforgan aufzufassen sein, sondern auch als erweiterungsfähiger Raum, in welchem eben jene Vorverdauung stattfindet[5]).

4. Die „Speicheldrüsen". Die Speicheldrüsen sind einzellige Drüsen, welche an der freien Oberfläche des Pharynx, und zwar meist an seinem freien Ende münden. Bei den primitiveren Formen, mit einfachem Pharynx bulbosus liegen die Drüsen im Pharynx selbst. Bei den Formen mit Pharynx plicatus rücken die Zellen ins Parenchym, durch einen ausführenden Hals mit der Außenwelt in Verbindung bleibend.

Wilhelmi (l. c. und briefliche Mitteilungen) kann sich für Tricladen der Meinung, daß die Pharynxdrüsen als Speicheldrüsen aufzufassen seien, nicht anschließen. Sie liefern nach Ansicht dieses Autors kein Ferment: bei den Tricladen jedenfalls kommt Verdauung außerhalb des Darmes nicht vor. Die Pharynxdrüsen sind den Schleim- und serösen Drüsen (cyanophilen und erythrophilen Drüsen) des Körpers zu analogisieren. Gleich diesen dienen sie nur mechanischen Funktionen. Speziell die erythrophilen Drüsen (denn beide Arten münden auch auf dem Pharynx) sollen ein, der Adhäsion dienendes Sekret liefern, das, an der Pharynxlippe mündend, als Bindemittel bei der Anheftung des Pharynx an den Nahrungskörper dient. Das Sekret der cyanophilen Drüsen aber soll die Wimpern (hier speziell des Pharynx) geschmeidig machen, für sie das klebrige Sekret der erythrophilen Drüsen gewissermaßen „neutralisieren". (Wilhelmi l. c.)

---

[1]) Wilhelmi, Zool. Anz. Bd. 34, 1909, S. 723 und die Monographie.

[2]) Es handelt sich bei marinen Tricladen oft um die Aufnahme, durch Fäulnis mazerierten Fischfleisches. Der Vorgang des Aussaugens von Daphnien etc. durch Planarien wurde nicht weiter analysiert.

[3]) v. Kennel, Arb. zool. Inst. Würzburg Bd. 5, 1879, S. 120.

[4]) Lang, A., Fauna und Flora des Golfes von Neapel (Polycladen) N. 11, 1884.

[5]) Man übersehe nicht, daß beide genannten Fälle, in denen Verdauung außerhalb des Darmes (bzw. des ganzen Körpers) angenommen wird, rein hypothetischer Natur sind. Behält Wilhelmi recht, und kann der Tricladenpharynx durch reine Saugwirkung Fleischstücke aller Art aus ihrem Verbande reißen, so würde die Annahme einer „Außenverdauung", wenigstens bei Landplanarien, zunächst der Begründung entbehren.

C. Die Verdauungsvorgänge bei den Strudelwürmern.

1. Die acölen Turbellarien.

Da auch bei den Strudelwürmern die eigentliche Verdauung nur an den, vom entodermalen Zellplasma umgebenen Nahrungskörpern vor sich gehen kann, so mußte auch hier die Bewältigung großer Fraßobjekte

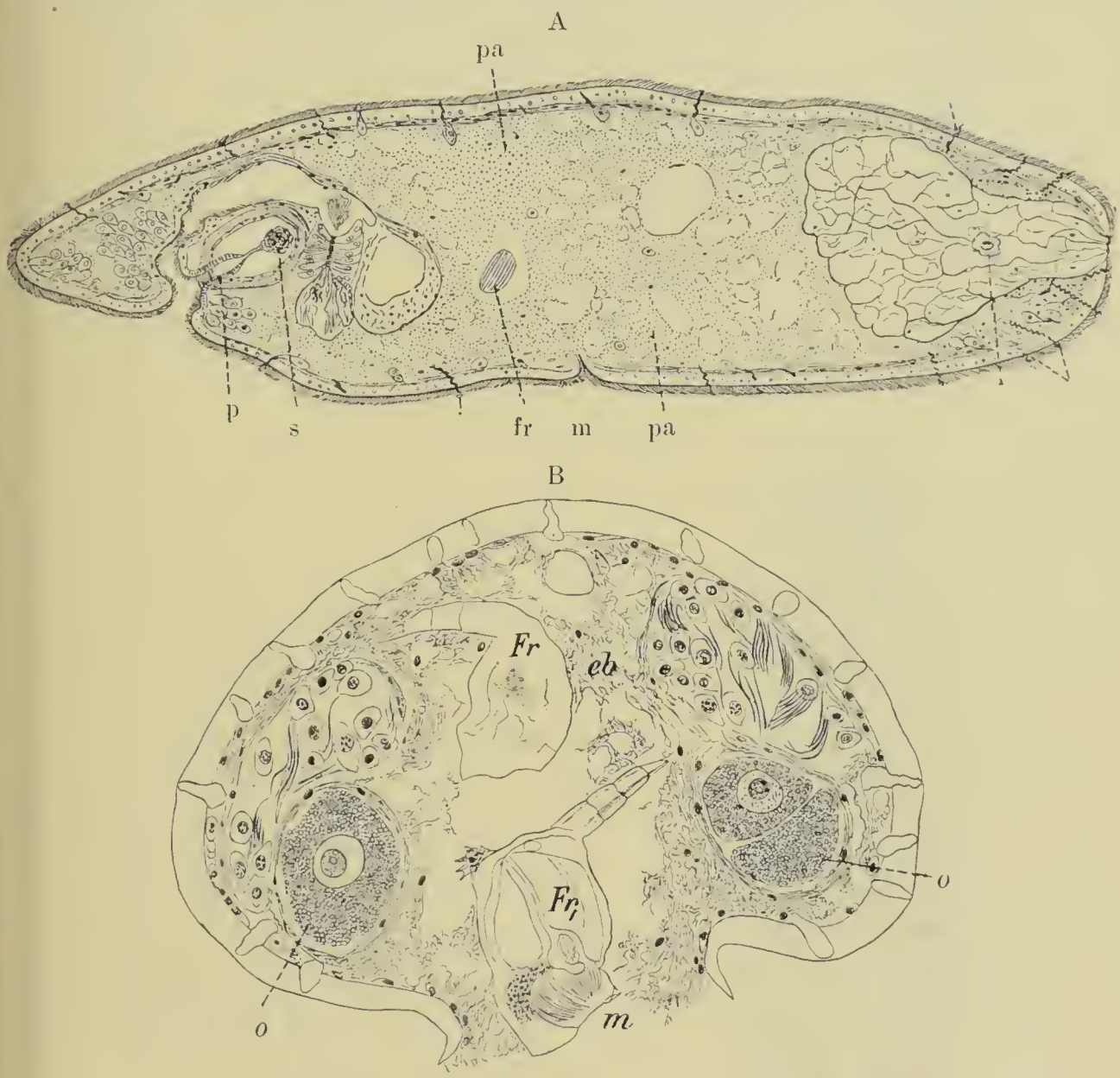


Fig. 66.

Monoporus rubropunctatus. A Medianer Längsschnitt des ganzen Tieres. m Mund, fr Nahrung, pa Parenchym, p Penis. s Samenblase. B Querschnitt. cb verdauendes Parenchym, o Ovarien, m Mund, Fr und Fr_1 Fraßobjekte (Rotatorien) (nach v. Graff aus Biedermann).

durch besondere Einrichtungen gewährleistet werden. Während diese Bewältigung nun bei den Formen mit Darmrohr in der gleichen Weise vor sich geht wie bei den Cölenteraten, finden wir bei den acölen Strudelwürmern ein ganz einzigartiges Verhalten: Statt des Darmes finden wir bei diesen Tieren in erster Linie eine plasmatische Masse, von Kernen durchsetzt, ein Verschmelzungsprodukt der parenchymatös vereinigten Entodermzellen, das „Syncytium". In diese Masse führt die bewimperte Einsenkung der Körperoberfläche, welche hier Mund und Ösophagus darstellt,

hinein: Die Beute kommt daher unmittelbar in die erwähnte Plasmamasse zu liegen, gleichsam wie in eine große Amöbe. In der Tat trifft diese Vergleichung in jeder Beziehung zu: Das Plasma ist imstande, Bewegungen auszuführen[1]) und Vakuolen zu bilden. Gelangen Nahrungskörper in das Syncytium, so „sammelt sich um sie Flüssigkeit an und bildet größere Vakuolen, die häufig, entsprechend dem Pigment der Nahrung, gefärbt erscheinen. Es handelt sich demnach um ein Extrakt, ein Verdauungsprodukt, das hier aus dem Nahrungsobjekte hergestellt wird, bis bei längerem Verweilen desselben im Parenchym nur mehr die unverdaulichen Reste (Diatomeenschalen, Krebspanzer) übrig bleiben, welche durch den Mund ausgestoßen werden" (Graff in Bronn S. 1933).

Durch die Bildung des großen Syncytiums also können auch große Beuteobjekte intraplasmatisch verdaut werden. Diese einfache Form des ento-

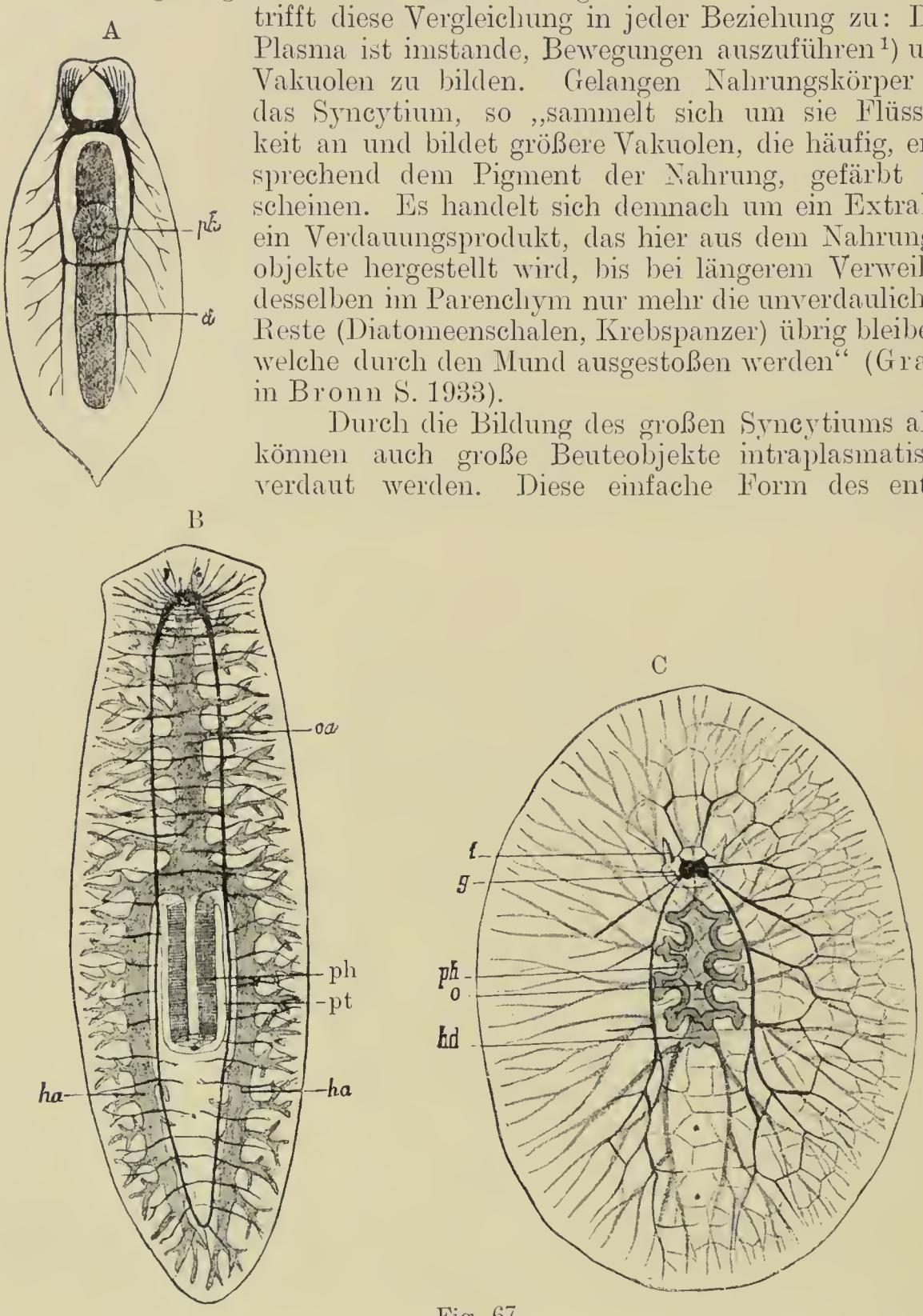


Fig. 67.

A Darm- und Nervensystem von Mesostoma (Rhabdocöle), ph Pharynx, d Darm (nach Lang). B Darm- und Nervensystem einer Süßwassertriclade. va Vorderer medianer Darmast, ha hintere Darmäste, ph Pharynx, pt Pharyngealtasche (nach Lang). C Darm- und Nervensystem von Planocera, t Tentakel, g Gehirn, ph Pharynx, o Mund, hd hinteres Ende des vom Pharynx verdeckten Hauptdarmes (nach Lang).

[1]) v. Graff, L., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 30, Suppl., 1878, S. 457. (Graff beobachtet innerhalb des Tieres lebhafte Strömungen und nach Zerreißung des Tieres amöboide Bewegungen der austretenden Plasmateile.)

dermalen Parenchyms findet sich allerdings nur bei einem Teil der Acölen (Proporus, Monoporus u. a.). Ja es kommen bei verschiedenen Acölenformen mannigfache Abweichungen von diesem Grundtyp vor. So können z. B. auch individuelle Phagocyten als Bestand des uns beschäftigenden Parenchyms auftreten, eingelagert in ein Netzwerk von Muskel- und Bindegewebselementen (z. B. Amphichoerus). Wir aber müssen uns auf die obigen einfachen Syncytien beschränken [1]).

2. Die Turbellarien mit Darmrohr.

Bei den Turbellarien mit Darmrohr führt der, mit Pharynx bewehrte Vorderdarm in ein, mit Epithelwand versehenes Rohr oder Rohrsystem, das man auch schon mit dem „Gastrovaskularapparat" der Cölenteraten verglichen hat: Bei den Rhabdocölen (Fig. 67 A, d) ein „stabförmiger" Schlauch in der Längsachse des Tieres, doch so, daß der Vorderdarm in einiger Entfernung von seinen beiden blinden Enden ventral in diesen Schlauch mündet. Bei den Tricladen (Fig. 67 B) vereinigen sich am (ventralen) Übergang zum Vorderdarm, drei Hauptschenkel [2]) des Kanalsystems, von denen jeder zahlreiche Äste und Zweige aussendet: der eine dieser Schenkel verläuft nach vorn (in der Mitte, va) und zwei nach hinten (seitlich, ha).

Der Vorderdarm der Polycladen (Fig. 67 C) mündet in einen Vorraum des Systems (den Hauptdarm, hd), von dem aus zahlreiche Äste und Zweige ausgehen.

Die Vorgänge innerhalb dieser Darmsysteme sind durchaus denen vergleichbar, die sich im Magendarmraum der Cölenteraten abspielen: Vorbereitung der großen Beute, durch extrazellulär wirkendes Ferment, zur Phagocytose, welch letztere dann die Hauptphase der Verdauung darstellt.

So finden wir denn den Darm der uns beschäftigenden Tiere mit einem Epithel ausgekleidet, das aus zwei Elementen besteht, wie im wesentlichen auch das Entoderm der Cölenteraten: Körnerführende Sekretzellen und Phagocyten.

Durch die peristaltischen Bewegungen des Pharynx gelangt die Nahrung in den Darm. Bei den Polycladen zunächst in den weiten Darmabschnitt, den wir als „Hauptdarm" kennen lernten, bei den Tricladen in den vorderen unpaaren Hauptschenkel, den Wilhelmi [3]) „Magendarm" nennt. Hier ist in beiden Fällen offenbar der Ort, wo die großen Beuteobjekte „eingeschmolzen" d. h. zu phagozytierbaren Partikeln gelöst werden. Nach Wilhelmi ist bei den Tricladen der Magendarm besonders reich an Drüsenzellen, und nach Lang [4]) weist das Epithel des Hauptdarmes, aber auch der Wurzeln der Darmäste, keinerlei Formveränderlichkeit auf, die für die phagocytäre Tätigkeit innerhalb der eigentlichen Darmäste charakteristisch ist. Auch die geringere Menge

[1]) Neben den zitierten Arbeiten: v. Graff, Die Organisation der Turbellaria acöla. Leipzig, W. Engelmann, 1891. Siehe auch Metschnikoff, Zool. Anz. Jahrg. 1, 1878, S. 387.

[2]) Das unpaare Stück, das die Vereinigungsstelle der drei Äste mit dem Pharynx verbindet, hält Wilhelmi (Monographie S. 287) nicht für Vorderdarm, sondern für die Fortsetzung des vorderen unpaaren Darmastes (Magendarm), er glaubt in diesem Verbindungsteil ein Rudiment des Hauptdarms der Polycladen erblicken zu dürfen.

[3]) Wilhelmi, Julius, Fauna und Flora des Golfs von Neapel 1909, Nr. 32, Tricladen.

[4]) Lang, A., Fauna und Flora des Golfs von Neapel, 1884, Nr. 11, Polycladen.

von Zelleinschlüssen weist auf — zum mindesten — geringfügigere Phagocytose in diesen Darmteilen hin.

a) Die Vorverdauung im Darmraume.

Unsere Kenntnisse von einer solchen „Einschmelzung" zur Phagocytose sind noch recht gering. Einmal freilich ist man gezwungen, eine solche anzunehmen. Wir sehen gleich, daß es gelingt, Teile eines von einem Turbellar gefressenen Wurms in den Darmzellen zu finden. Wie bei den Actinien mußten diese Teile zuvor aus dem Gewebsverband gesprengt werden. Ferner sprechen die Drüsenzellen und ihr reichlicheres Vorkommen im Magendarm (der Tricladen) zugunsten unserer Annahme, und endlich liegen auch einige, wenn auch wenige Beobachtungen vor[1]; vor allen von G. Arnold[2]). Dieser Autor beschränkt seine Untersuchungen ganz auf Fett, ja er meint, der Saft, dessen Sekretion er nach Fütterung histologisch beobachtet, habe nur die Aufgabe, Fett zu lösen. In der Tat, obwohl in dem verfütterten Blute freie Fetttropfen sich nicht nachweisen lassen, erscheinen sehr bald nach der Aufnahme des Blutes in den Darm, solche Fetttropfen in den Epithelzellen, ohne daß irgendwelche phagocytäre Tätigkeit dieser Gebilde sich hätte nachweisen lassen. Ja, bis zur Vollendung der Fettabsorption und gewisser Veränderungen, die das Fett noch in den Entodermzellen erleidet, findet Phagocytose überhaupt nicht statt.

Daß es sich wirklich um eine extrazelluläre Spaltung des Fettes handelt, beweist Arnold dadurch, daß er auf Schnitten von Planarien, 1½ Stunden nach Fütterung mit Blut, im Darminhalt ausschließlich Fettsäuren findet[3]), während die Entodermzellen Neutralfett enthalten. Von einer ausschließlich intrazellulären Verdauung, wie Metschnikoff sie noch 1901 (l. c.) behauptet, ist also sicher keine Rede. Andererseits ist es nach dem oben Gesagten nicht recht wahrscheinlich, daß, wie Arnold meint, die extrazelluläre Verdauung sich auf Fett beschränkt; gilt es doch häufig, plasmatische Zellverbände zu sprengen. Allein wir sahen schon bei den Cölenteraten, daß Blut zum Nachweis des „Einschmelzens" sich nicht eignet, daher dürfte der Prozeß auch Metschnikoff (1901) gänzlich, und Arnold teilweise entgangen sein. Weitere Untersuchungen werden dies zu beweisen haben.

Die Sekretion des Saftes zur Verdauung im Darmraume.

Die Sekretions- oder Drüsenzellen (Fig. 68 eiw. z.) werden als keulenförmige Gebilde beschrieben, die kleiner sind als die anderen, die „Nährzellen", und viel weniger zahlreich als diese. Im Magendarm (z. B. Tricladen, Wilhelmi) am zahlreichsten vorhanden, fehlen sie auch den übrigen Darmteilen nicht, wo sie freilich spärlich vorkommen. Charakteristisch für die Zellen sind die Sekretkörner, die sie enthalten und die sich sehr stark färben (z. B. mit Säurefuchsin, K. C. Schneider). Diese Sekretkörner scheinen als feine Granula im Plasma zu entstehen, ihm eine große Affinität für Hämatoxylin verleihend. Die Tatsache, daß die Entleerung des

[1]) Bardeen, Ch. R., Amer. Journ. Physiol. Vol. 5, 1901, p. 1, vermutet nach seinen Beobachtungen über den Zerfall von Stücken Schneckenfleisch, solche extrazelluläre Verdauung (p. 17).

[2]) Arnold, G., Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 54, 1909, p. 207. Dendrocölum lacteum.

[3]) Methode: Färbung mit Nilblausulfat (nach Lorrain Smith, Journ. Physiol. Bact. Vol. 12, 1902) rot bis rotgelb bei Neutralfett, blau bei Fettsäuren.

körnigen Sekrets mit der Ernährung im Zusammenhange steht, wurde von mehreren Autoren, neuerdings von Wilhelmi und Arnold beobachtet: Im Hunger bleiben die Granula unverändert, nach der Aufnahme von Nahrung aber erscheinen die Zellen leer. 27 Stunden nach der Fütterung findet Arnold bei Dendrocölum lacteum die Drüsenzellen auf $^1/_5$ der ursprünglichen Größe reduziert.

Über die Natur des Ferments, das durch die Drüsenzellen höchstwahrscheinlich geliefert wird, ist nichts bekannt, abgesehen von dem, über Fettverdauung (Arnold) Gesagten.

b) Die phagocytäre Verdauung.

Die Tatsache, daß im Darm der (meisten) Strudelwürmer die Hauptverdauung innerhalb der Darmzellen stattfindet, wurde von

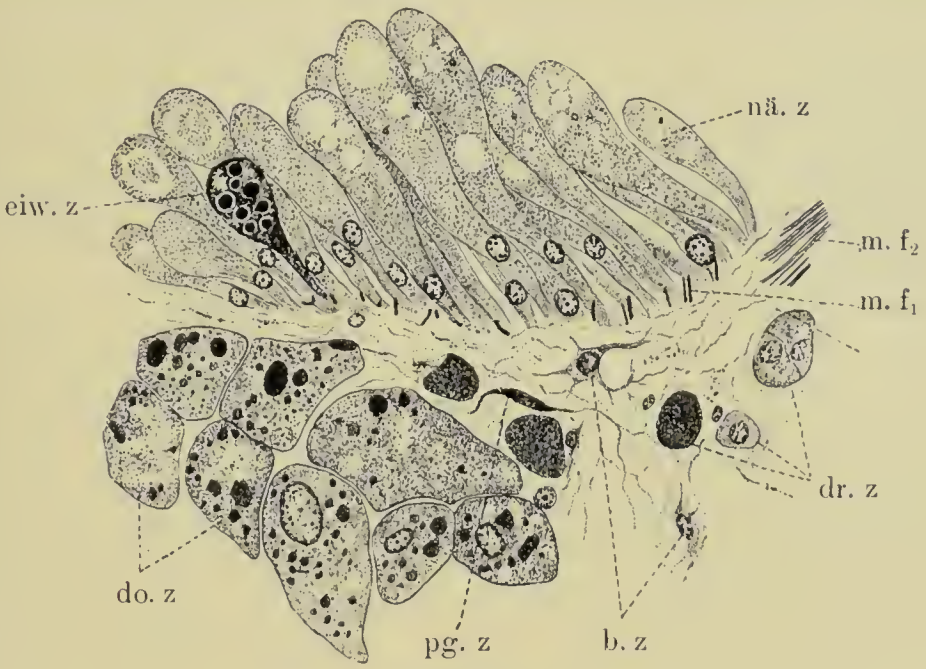


Fig. 68.

Dendrocölum lacteum, Stück eines Querschnitts. nä. z Nährzellen eines Darmdivertikels, eiw. z dessen Eiweißzellen, m. f$_1$ Muskelfasern der Entoplcura, m f$_2$ Muskelfasern des Pleroms, b. z Bindczellen, pg. z Pigmentzelle, do. z Dotterzellen (aus K. C. Schneider).

E. Metschnikoff im Jahre 1878 entdeckt[1]) (bei Microstomum ehrenbergi, einem rhabdocölen Turbellar). Eine Stunde nach der Aufnahme einer Nais proboscidea findet man das Darmlumen des Strudelwurms sehr verengt; in ihm befindet sich nur mehr das Unverdauliche (Cuticula, Borsten), „während die sämtlichen Weichteile von Nais sich im Innern der Darmzellen wiederfinden". Füttert man Dendrocölum lacteum oder Planaria polychroa mit Blut, dem Carminpulver zugesetzt wurde, so beobachtet man ein völliges Schwinden des Darmlumens, während die Phagocyten, die, sich amöboid verlängernd, den Raum des Darmlumens einnehmen, mit Blutkörperchen und Carminkörnchen vollgestopft erscheinen[2]). Neuerdings wurden diese Beobachtungen von

[1]) Metschnikoff, Zool. Anz. Jahrg. 1, 1878, S. 387. Neuerdings: L'immunité dans les maladies infectieuses, 1901.

[2]) Die Darmzellen von Microstomum lineare z. B. (unter den Rhabdocölen) sollen nach Metschnikoff „die Fähigkeit, Nahrung aufzunehmen vollständig verloren haben" und nur mehr extrazellulär verdauen.

einer Reihe von Autoren[1]) bestätigt und zahlreiche weitere Einzelheiten bei diesen Vorgängen beobachtet:

Die Phagozyten[2]) (Nährzellen) „sind im allgemeinen von zylindrischer Form, mit leicht kolbig geschwelltem distalem Ende, das abgerundet in das Darmlumen vorspringt" (K. C. Schneider, Dendrocölum lacteum, Fig. 68 nä. z.). Sie weisen in ihrem Plasma eine Reihe von Vakuolen auf, deren Einschlüsse uns beschäftigen werden. Diese Zellen sind imstande, in ausgiebiger Weise sich amöbenartig zu bewegen, wie wir das hörten: Die Zellen vermögen miteinander zu verschmelzen, Plasmodien bildend (insbesondere bei Leptoplaniden nach Lang). Die freie Oberfläche entsendet pseudopodienartige Fortsätze in das Innere des Darmes, die dessen Lumen völlig zum Schwinden bringen können. Durch diese Bewegungen nehmen die Zellen Nahrungsbrocken aus dem Darme auf. Das Greifen wird möglicherweise durch klebrige Beschaffenheit der Zelloberfläche unterstützt; es erfolgt, wahllos (St.-Hilaire[3]), Dendrocölum lacteum), wenn die „Partikel nur klein genug sind", oder mit Auswahl, wie Arnold, gleichfalls an D. lacteum (Planaria lactea), beobachtet haben will: Nach diesem Autor werden zuerst ($^5/_4$ Stunden nach Aufnahme, wie gesagt erst nach Vollendung der Fettverdauung[4]) die roten, später erst die weißen Blutkörperchen phagocytiert[5]) (etwa 48 Stunden nach der Aufnahme).

Unmittelbar nach Phagocytose der Nahrungspartikel, treten große Vakuolen auf, in denen z. B. mehrere rote Blutkörperchen eingeschlossen sich befinden (Fig. 69 bc). Unverdauliche Partikel, die aufgenommen wurden, veranlassen nicht die Bildung einer Vakuole. In das Innere dieser, mit deutlicher Vakuolenhaut versehenen Vakuolen, wird nun ein Ferment abgeschieden, und zugleich zeigen verfütterte Farbstoffe schwach saure Reaktion an (Metschnikoff, L'immunité etc. l. c. und Arnold), die jedoch nach St.-Hilaire während der eigentlichen Verdauung (mit Neutralrot) nicht nachzuweisen ist[6]). Mehr oder weniger langsam setzt nun die Verdauung ein: In manchen Vakuolen findet Arnold noch 96 Stunden nach der Fütterung intakte rote Blutkörperchen, während die Verdauung nach St.-Hilaire schon nach 2 Stunden beendet sein kann. Die Blutkörperchen verlieren Hämoglobin und Gestalt, bis die Vakuolen eine amorphe Masse enthalten, die hauptsächlich aus der Membran der Körperchen besteht (Arnold, Metschnikoff). Blutkörperchen, um die sich keine Vakuolen gebildet haben, verändern sich ganz langsam (St.-Hilaire S. 208). Extrakte von Planarien lösen Blutkörperchen auch in vitro. (Metschnikoff). Das Ferment wirkt auf das Hämoglobin in gleicher Weise ein wie Trypsin (Spaltung in Eiweiß und Hämatin; ersteres wird in der Planarie weiter verdaut, letzteres ausgeschieden.)

Nach St.-Hilaire und Arnold wird auch Fett, das in die Zellen aufgenommen wurde (siehe oben), in diesen verdaut.

[1]) Siehe aueh Wilhelmi, Fauna und Flora des Golfs von Neapel Nr. 32, 1909, S. 301/2.

[2]) Neben der zitierten Literatur aueh L. Böhmig, Zeitsehr. wiss. Zool. Bd. 81, 1906, S. 344;

[3]) Saint-Hilaire, C., Zeitsehr. allg. Physiol. Bd. 11, 1910, S. 177.

[4]) Naeh St.-Hilaire gelangen sehon naeh 10—15 Minuten Blutkörperehen in die Phagoeyten.

[5]) Derartige Regulation dürfte für soleh niedrig organisierte Tiere einzig dastehen, Naehuntersuehung seheint hier geboten.

[6]) Naeh Mesnil, Ann. Inst. Pasteur T. 15, 1901, p. 352 ist die Reaktion in den Vakuolen der Turbellarien meist alkaliseh, nur selten sauer.

Stärke wird nach St.-Hilaire selten von den Zellen aufgenommen und dann nicht verdaut.

D. Die Absorption und die Reservestoffe.

Es folgt nun (und zwar nach St.-Hilaire erst in geraumer Zeit, z. B. in 15 Tagen) die Absorption in das Plasma. Ein Teil der Substanzen soll sich hier noch längere Zeit aufhalten, Eiweißkörner[1]) und wohl auch Fetttröpfchen bilden, um offenbar als Reserve abgelagert zu werden. Eiweißkügelchen und Fettkügelchen (Fig. 69) wurden als solche von St.-Hilaire nachgewiesen. Im Hunger verschwinden alle diese Elemente. Neben dieser Speicherung von Assimilaten scheint auch eine Art Speicherung in mehr oder weniger unverdautem Zustande vorzukommen. Zu diesem Zwecke wird entweder kein Ferment um die betreffenden Körper (z. B. Blutkörper) ausgeschieden: wir hörten, daß solche Körperchen, die unmittelbar im Plasma liegen, sich ganz langsam verändern. In anderen Fällen beobachtet St.-Hilaire, daß unverdaute (phagocytierte) Blutkörperchen (untereinander und) mit Plasmaelementen, z. B. mit den erwähnten, oder ihnen ähnlichen Eiweißkörnern verschmelzen. Nach dieser Verschmelzung verändern sie sich kaum mehr[2]), von einer (unmittelbaren) Verdauung dürfte keine Rede sein, eher von Speicherung. Daß die Eiweißkörner phagocytierte Substanzen tatsächlich in sich aufnehmen, beweist St.-Hilaire durch Verfütterung von Eisen, das sich später in den Körnern nachweisen läßt. Glykogen als Reserve vermißte St.-Hilaire.

Fig. 69.

Dendrocölum lacteum Darmphagozyte. 1½ Stunden nach Fütterung, be phagozytär aufgenommene Blutkörperchen (aus dem verfütterten Blut). Die schwarzen Einschlüsse sind osmiertes Fett (nach Arnold).

E. Weiteres Schicksal der Nahrung.

Was nicht gespeichert wird, dürfte wohl stets „in gelöster Form durch die Darmwand in das Mesenchym übergehen und hier in dem Maschengewebe des Mesenchyms bzw. Parenchyms fluktuieren" (Wilhelmi S. 86). Arnold meint, daß ein Teil des Fettes nicht in den Phagocyten verdaut wird, sondern „unverändert" in das Parenchym tritt. Das Auftreten von Fett im Parenchym wurde auch von F. Stoppenbrink[3]) beobachtet. Unverdauliches, wie Farbstoffe (Carmin, Indigo, Zinnober) gelangt nicht ins Parenchym, sondern wird von den Zellen ausgestoßen (St.-Hilaire, Stoppenbrink etc.).

[1]) Auch andere Plasmaelemente sollen auf Kosten der Absorpta wachsen.

[2]) In den Eiweißkörnern lassen sich, nach Verschmelzung, die Blutkörperchen nicht mehr erkennen, auch färben sich die Körner mit Hämoglobin. Eine partielle Lösung irgendwelcher Art findet also sicher, auch bei dieser Umwandlung in eine Reserve statt. Auch Dotterelemente (Froschei) verschmelzen in dargetaner Weise mit den Eiweißkörnern.

[3]) Stoppenbrink, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 79, 1905, S. 496.

F. Die Ausstoßung von Kot und anderen Abfallstoffen.

Alles, was innerhalb des Darmes der Phagocytose (oder der Zellabsorption) und innerhalb der Zellen der Verdauung widersteht, muß als Kot den Organismus verlassen. Nach verschiedenen Autoren, neuerdings Arnold und St.-Hilaire, sollen in den Darmphagocyten auch Exkretkonkremente, teilweise krystallinischer Natur, sich nachweisen lassen. Die „Exkrete" können mit dem, aus dem (gefressenen) Blute stammenden Hämatin braun gefärbt sein. Ihre Natur ist unbekannt [1]).

Vakuolenrückstände und Exkretballen werden — nachdem unter Umständen mehrere miteinander verschmolzen sind (St.-Hilaire), — in das Darmlumen gestoßen, und zwar nach Wilhelmi dadurch, daß der Vakuolenraum mit dem Darmraum unmittelbar in Verbindung tritt.

Die Ausstoßung aus dem Darm geschieht durch eine Reihe plötzlicher Kontraktionen des ganzen Tieres, während der Pharynx offen bleibt (Bardeen S. 18, Planaria maculata)[2]). Lang und andere Autoren beobachteten bei Polycladen und Tricladen die Defäkation als Ausstoßung eines feinen Strahles einer schmutzigen Flüssigkeit, der (bei größeren Individuen), oft mehrere Zentimeter im Wasser in die Höhe steigt.

G. Die Hungererscheinungen.

Die Turbellarien vermögen lange Hunger auszuhalten, insbesondere dann, wenn sie sich durch Ausscheidung größerer Mengen Schleimes eingekapselt haben (marine Tricladen, Procerodes lobata über 9 Monate, Wilhelmi, Fauna, Flora S. 95).

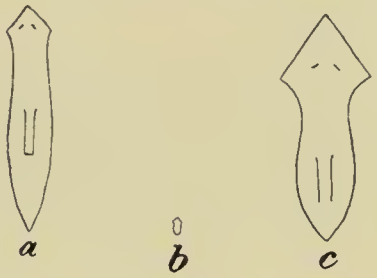


Fig. 70
Planaria gonocephala. a Umriss eines normalen Tieres, b Hungertier, c dasselbe 13 fach vergrößert (nach Stoppenbrink aus Biedermann).

Bemerkenswert ist, daß neben dem Verbrauch an Reservestoffen (im Hunger sind die Darmphagocyten fast körnchenfrei und stark vakuolisiert, St.-Hilaire[3])), die Körpersubstanz der Würmer in weitgehendem Maße verbraucht werden kann. Wohl die besten Beobachtungen hierüber stammen von W. Voigt[4]) und hauptsächlich von seinem Schüler Stoppenbrink (l. c. bei Planaria)[5]). Fig. 70 zeigt nicht nur die enorme Abnahme an Körpersubstanz, sondern auch die ungleiche Verteilung dieser Abnahme (C. bei 13 facher Vergrößerung): es zerfallen in erster Linie die zum Leben weniger wichtigen Organe. Im Nervensystem. Darm, Exkretionsgefäßsystem, Parenchym, Hautmuskelschlauch und Körperepithel „trat ein gleichzeitig stattfindender Zerfall von Zellen in größerem Umfange nicht ein." Die Geschlechtsorgane hingegen bilden

[1]) Siehe aueh Wilhelmi, Fauna und Flora, l. e. S. 85 und 300.

[2]) Polycladen besitzen Darmeigenmuskulatur, bei Trieladen ist eine solche nicht mit Sicherheit naehgewiesen. Sie ist möglieherweise rüekgebildet und an ihre Stelle tritt dann eben die Körpermuskulatur.

[3]) Auch Schultz, Eugen, Areh. Entw.-Mech. Bd. 18, 1904, S. 555, Planaria (Dendroeölum) lactea; Stoppenbrink l. e. und Böhmig, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 81, 1906.

[4]) Voigt, Zool. Jahrb. Abt. System. Geogr. Biol. Bd. 8, 1894. (Planaria).

[5]) Vgl. auch Eug. Schultz, l. c. und Beringer, Julius, Zool. Jahrb. Bd. 30. 1911; Allg. zool. Physiol. S. 181: Planarien, Hunger. Degeneration namentlieh vom Nervensystem, der Muskulatur, Resorption der Augen, des Pigments und der Geschlechtsorgane.

sich, in umgekehrter Reihenfolge, wie bei der Ontogenese (erst Dotterstock, dann Begattungsapparat und endlich die Gonaden), völlig zurück. Die Elemente zerfielen an Ort und Stelle und wurden resorbiert, ohne daß Phagocytose sich hätte beobachten lassen.

3. Die Trematoden (Saugwürmer).

Die Trematoden weisen mannigfaltige Ähnlichkeiten mit den Turbellarien auf: Es sind platte, parenchymatöse Würmer, mit gegabeltem, oft reichverzweigtem Darm, der im besonderen dem Darm der Tricladen vergleichbar sein würde, wäre der Mund der Saugwürmer nicht an das Vorderende des Körpers gerückt. Hierdurch kommt der vordere unpaare Darmast der Tricladen in Wegfall, und der Ösophagus mündet unmittelbar in die Darmgabel. Auch bezüglich der Lebensweise leiten die Turbellarien zu den Trematoden über: mit ihrer Neigung, Blut zu saugen, mit ihren Fällen von Gelegenheits- und Dauerparasitismus. Die Trematoden sind nun durchgehends Parasiten, die außen am Wirtstier oder in seinem Körperinneren durch eigenartige Haftapparate verankert, leben, und mit Hilfe eines starken, muskulösen Pharynx, Blut oder andere Körpersäfte des Wirts saugen.

A. Haftapparate.

Als Haftapparate dienen Saugnäpfe und kutikulare Haken, welch letztere sich in oder neben den Saugnäpfen befinden.

Was die Saugnäpfe anbelangt, so unterscheiden wir — falls überhaupt mehrere vorhanden sind — zwischen einem solchen, der am Vorderende befindlich, an seinem Grunde von der Mundöffnung durchbohrt ist (Mundsaugnapf) und akzessorischen Haftapparaten, deren einzige Tätigkeit das Verankern des Parasiten am Wirte ist. (Fehlen bei der Gattung Monostomum). Den uns vornehmlich interessierenden Mundsaugnapf lernen wir in seinen Leistungen kurz kennen.

Die Ausbildung der Haftapparate hängt von der Lebensweise der Parasiten ab. Die an der Körperoberfläche des Wirts lebenden Formen weisen, neben dem mehr oder weniger ausgebildeten Mundsaugnapfe, häufig noch eine größere Zahl von Haftnäpfen auf, die, z. B. bei Polystomum integerrimum, zu sechs am Hinterende des Wurms auf einer „Haftscheibe", neben 2 Haken vereinigt sind. Bei den Entoparasiten, bei denen die Gefahr, irgendwie vom Wirte abgestreift zu werden, gering ist, ist denn auch die Zahl der Haftorgane sehr reduziert; sei es, daß überhaupt nur der Mundsaugnapf vorhanden ist (z. B. Monostomum), sei es, daß sich, wie in der Mehrzahl der Fälle, zum Mundsaugnapf noch ein, für gewöhnlich bauchständiger Haftnapf gesellt.

Bei den Entoparasiten können noch Vorrichtungen hinzukommen, wahrscheinlich berufen, die Schleimhäute der bewohnten Organe zu reizen, z. B. um auf diese Weise die Blutzufuhr nach der befallenen Stelle zu vermehren. So finden sich in der Cuticula vieler Saugwürmer eine große Zahl kleiner, nadelförmiger, lanzettförmiger oder schuppenförmiger kutikulärer Stacheln, welche den ganzen Körper oder wenigstens einen großen Teil des Vorderleibs bedecken und, zu mehr oder minder dichten Querreihen geordnet, der Haut eine feilenartige Beschaffenheit geben. Die Würmer bedienen sich ihrer auch zur Bewegung innerhalb der, von ihnen befallenen Hohlorgane.

B. Die Nahrungsaufnahme bei Trematoden, in erster Linie beim Leberegel.

Die Entoparasiten, auf die wir uns beschränken, leben in den Organen von Wirbeltieren, und zwar in der Regel frei beweglich, saugen sich aber auf längere oder kürzere Zeit fest.

1. Die Wirkung der Saugnäpfe[1]).

Die Saugnäpfe (Fig. 71) sind differenzierte Teile der Körperwand, mit besonders entwickelter Muskulatur (Leuckart). Die Muskulatur ist in drei Richtungen angeordnet, die wir — den Napf als Hohlkugel betrachtend — wie folgt kennzeichnen können: sie verlaufen im Sinne der Meridiane, im Sinne der Breitengrade („äquatorial") und (hauptsächlich) im Sinne der Kugelradien (radiär) (Leuckart S. 191). Die Meridionalmuskeln verkürzen sich, flachen den Napf ab und schlagen seinen Rand nach außen um. In diesem Zustande wird das Gebilde auf die Unterlage aufgesetzt. Nunmehr wird der Innenraum des Napfes vergrößert, um den zum Ansaugen nötigen, negativen Druck zu erzielen. Diese Vergrößerung ist wohl hauptsächlich die Aufgabe der Radiärmuskulatur, welche die Innenoberfläche des Napfes der äußeren nähert. Ein Zapfen des Wirtsgewebes wird auf diese Weise in das Napfinnere gesogen, und durch die „Äquatorialfasern" derart fest umschnürt, daß man nicht selten diesen Zapfen mit abreißt, wenn man den Wurm von der, von ihm besetzten Schleimhaut ablösen will (Braun).

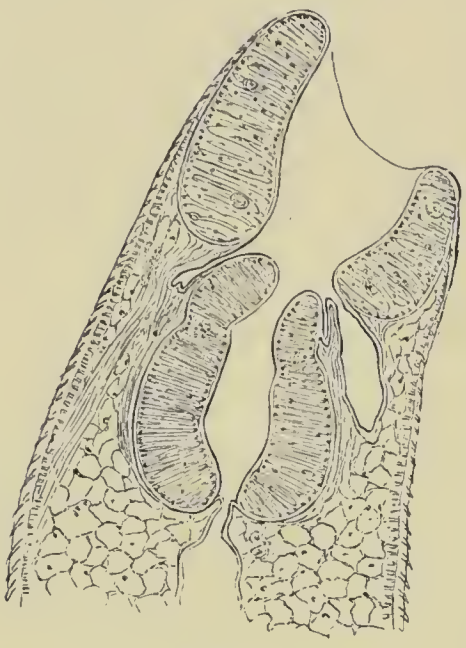


Fig. 71.

Mediansehnitt durch das Vorderende des Leberegels; Mundsaugnapf, Pharynx mit Taschen und Muskeln endlich der Ösophagus sind getroffen (nach Leuekart aus Braun).

2. Nahrung und Nahrungsaufnahme des Leberegels (Fasciola hepatica, früher Distomum hepaticum).

a) Die Nahrung.

Der Leberegel bewohnt die Gallengänge zahlreicher herbivorer Säugetiere und verursacht weitgehende Veränderungen des Lebergewebes, die nicht selten zum Tode des Wirtes führen („Leberfäule"). Der Parasit verursacht eben eine sehr bedeutende Reizung (z. B. durch Stacheln der Cuticula, Leuckart), der zufolge die Blutgefäße der befallenen Leberteile sich reichlicher mit Blut füllen[2]); es ist möglich, daß auch in höherem Maße Galle abgeschieden und Epithelien abgestoßen werden, wenn die beiden letzteren Elemente wenigstens als Nahrung des Wurmes

[1]) Leuekart, R., Die Parasiten des Mensehen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Aufl. 2. Leipzig, C. F. Winter, 1866/1901, Bd. 1, 2; Braun, M., Vermes. Abt. Ia Mionelminthes, Triehoplax und Trematodes, in Bronn's Klassen und Ordnungen Bd. 4, Abt. I A. Die tierisehen Parasiten des Mensehen. Würzburg 1908, A. 4.

[2]) „So sieht man z. B. den Darm der Sehnepfen fast überall an den Lagerstätten der stark bestaehelten Dist. militare intensiv gerötet und mit einer dieken Sehleimlage überzogen, während die Zwisehenstellen ein völlig normales Aussehen besitzen". (Leuckart, Die Parasiten des Menschen S. 12).

eine nennenswerte Rolle spielen. Hierüber sind wir jedoch nicht hinreichend aufgeklärt; verschiedene Autoren[1]) kamen zu verschiedenen Meinungen: Nach Sommer ist der Inhalt des Egeldarmes gleich demjenigen der von ihm bewohnten Gallengänge: eine schleimige, zähe Flüssigkeit von variierender Farbe, die meistens sehr reich ist an Blutkörperchen. Aber auch Epithelien der Gallengänge lassen sich zuweilen im Darminhalt erkennen. Mit Sommer und Leuckart[2]) schreibt man heute wohl allgemein dem Blute eine Hauptrolle bei der Ernährung unserer Würmer zu, die Meinung Macés, daß Fasciola von Galle lebe, dürfte allgemein verlassen worden sein. Es fragt sich aber, wo stammt das aufgenommene Blut her? Handelt es sich um kleine Blutmengen, welche aus den gereizten (entzündeten) und wohl auch mechanisch verletzten Geweben austreten und sich dem Inhalt der Gallenwege beimengen? Dafür würden Sommers Befunde und der Umstand sprechen, daß Macé angibt, im Egeldarm Gallenbestandteile (z. B. Gallensäuren) gefunden zu haben. Oder saugt der Wurm Blut unmittelbar aus dem, in den Saugnapf eingezogenen Gewebszapfen? Raillet[3]) injizierte bei einem, an Leberfäule leidenden Schafe, die Blutgefäße mit einer Mischung von Gips und Berlinerblau: Bei fast der Hälfte der Parasiten fand sich der Darm mit der Masse erfüllt: in den Gallengängen aber fehlte sie gänzlich. Falls diese Erfahrung sich bestätigt, so wäre daraus zu schließen, daß die Trematoden unmittelbar aus den Blutgefäßen des Schafes Blut saugen.

Möglicherweise kommen beide angedeutete Ernährungsweisen, mit (blutuntermischtem) Gallenganginhalt und mit unmittelbar gesogenem Blute in Betracht. Vorläufig werden wir die erstere, als die allgemeinere Ernährungsweise zu betrachten haben. Daß aber auf alle Fälle Blut die Hauptnahrung ist, ergibt sich aus dem Umstande, daß Schafe zuweilen schon nach 2—3 Monaten langer Egelkrankheit an Anämie zugrunde gehen.

Was aber auch immer als Nahrung dienen mag, stets wird diese durch einen Saugakt aufgenommen, der eine Leistung des Pharynx ist.

b) Der Saugakt.

Der Pharynx (Fig. 71) ist eine muskulöse Verdickung des Vorderdarms. Durch Ringmuskeln wird er verengert und durch starke Radiärmuskeln, welche seine innere Oberfläche der äußeren nähern, erweitert. Wichtig ist auch seine Beweglichkeit in der Längsrichtung. Sie wird gewährleistet durch Bildung einer „Pharyngealtasche“: d. h. das Epithel geht nicht in gerader Richtung vom Pharynx zur Innenbekleidung des Saugnapfes über, sondern es bildet, zunächst nach hinten — außen biegend, dann erst nach vorn sich wendend, eine Ringtasche um den zapfenartigen Vorderteil des Pharynx, wie das Präputium um die Glans penis.

[1]) Sommer, Ferdinand, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 34, 1880, S. 539; Macé, E., Recherches anatomiques sur la grande Douve du foie, Paris, 1881; Leuckart, R., Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten; Küchenmeister, Braun u. a.

[2]) Leuckart, S. 22: „Im Inneren des Darmkanales trifft man gewöhnlich eine mehr oder minder grobkörnige Masse von meist gelblicher oder roter Farbe, die mitunter noch deutlich erkennbare Epithelialzellen und Blutkörperchen enthält und durch die Zusammenziehung der umgebenden Wände bald in dieser, bald in jener Richtung fortbewegt wird.“

[3]) Raillet, Bull. Soc. Zool. France T. 15, 1890, p. 88.

Ein Protraktormuskel, der am Saugnapf befestigt ist und sich hinten am Pharynx ansetzt, sowie ein Retraktor, dessen Anheftestellen die Körperwand des Tieres und der Vorderteil des Pharynx sind, bewerkstelligen die in Frage stehende Bewegung. Der Saugakt wird durch Sommer (S. 572) in drei Teile zerlegt gedacht: 1. Vakuumbildung: Füllung des vor dem Pharynx liegenden Vorderdarmabschnittes, durch Zurückziehen des ganzen Pharynx (vergleichbar dem Stempel einer Spritze beim Einsaugen.) 2. Füllung der Pharynxhöhle: der Mund (Eingang in den Vorderdarm vom Saugnapfe her) schließt sich durch Ringmuskeln. Der Pharynxraum öffnet und erweitert sich (Radiärmuskeln), der Pharynx wird durch den Protraktor nach vorn (in die Ausgangslage) gestoßen: Die Flüssigkeit muß in den Pharynx treten. 3. Durch Ringmuskelverkürzung und Radiärmuskelerschlaffung verkleinert sich der Pharynxraum bis zum Verschwinden: das Gesogene wird in den Darm gepreßt; hierauf beginnt das ganze Spiel von neuem [1]).

c) „Speicheldrüsen".

Gewissen drüsigen Elementen des Vorderdarms (bei einigen Entoparasiten und den Polystomeen hier und da beobachteten einzelligen Drüsen, hinter dem Pharynx in den Ösophagus mündend), hat man den Namen Speicheldrüsen gegeben, über ihre Funktion ist nichts bekannt.

Oberhalb des Mundsaugnapfes münden bei manchen Distomeen „Kopfdrüsen" [2]), denen Leuckart (S. 32) vermutungsweise die Bildung eines, die Wirtsschleimhaut reizenden Sekrets zuschreibt.

Aus dem kutikularisierten, sicherlich mit Eigenmuskulatur versehenen Ösophagus gelangt die Nahrung in die mit Phagocyten versehenen Darmschenkel [3]).

C. Die Vorgänge im eigentlich verdauenden Darm.

1. Die Darmzellen (Phagocytose) (Fig. 72). Die länglichen Darmepithelzellen sind durch ausgiebige Eigenbewegung ausgezeichnet (Sommer, l. c. beim Leberegel) und zwar vermögen sie sich einmal vorzustrecken und zurückzuziehen (vgl. Turbellarien): In leeren Darmteilen mag ihre Höhe nur 11 μ, in verdauenden hingegen 57 μ betragen (Extreme). Außerdem aber sind diese Zellen imstande, lappige oder feinfadenförmige Pseudopodien auszusenden. Die fadenförmigen Fortsätze legen sich an die aufgenommenen Blutkörperchen an. Sommer beobachtet Veränderungen und schließlichen Zerfall der Blutkörperchen; es bilden sich als letztes Produkt helle Tröpfchen aus ihnen, die Sommer für „Tröpfchen fertiger Ernährungsflüssigkeit — Chyluströpfchen" — hält. Haben nun, bis zu diesem Momente, die Zellen sich nur bis zu halber Länge ausgedehnt, so nehmen sie nunmehr die größte ihnen erreichbare Länge (von der wir soeben sprachen) an, und entsenden gelappte Pseudopodien, die sich an die „Chylustropfen" anlegen (Fig. 72 bei e). Eigentliche Phagocytose

[1]) Ähnlich spielen sich diese Dinge auch bei anderen Trematoden ab; vgl. z. B. Voeltzkow, Alfr., Arb. zool. Inst. Würzburg Bd. 8, 1888, S. 249 (Aspidogaster conchicola).

[2]) Siehe z. B. Neueres über die Kopfdrüsen von Dicrocoelium lanceolatum: Buschkiel, Alfred, Zool. Anz., Bd. 33, 1908, S. 301 (Anatomie).

[3]) Die Besetzung mit Phagocyten braucht nicht unmittelbar ihren Anfang an der Einmündungsstelle des Ösophagus in die Darmgabel zu nehmen. Jeder Darmast kann als kutikularisiertes „Zuleitungsrohr" beginnen.

beobachtete Sommer nicht. Er scheint mehr an eine Art Verdauung im Darm durch sog. unmittelbare Plasmawirkung geglaubt zu haben, deren Produkte, die „Chylus-(Chymus-)tropfen" dann resorbiert werden.

Sommers Arbeit erlaubt also kein abschließendes Urteil über die beiden wichtigen Fragen der Verdauung durch entodermale Amöbocyten: über die Art, wie die Blutkörperchen im Darmraum zum Zerfall gebracht werden, und über die Frage, ob, wie wahrscheinlich, die Pseudopodien der Zellen (unter anderem) zur phagocytären Aufnahme dienen.

Möglich, daß die fadenförmigen Pseudopodien, wenn sie sich an die Blutkörperchen anlegen, ein Ferment gegen sie abscheiden, (besondere

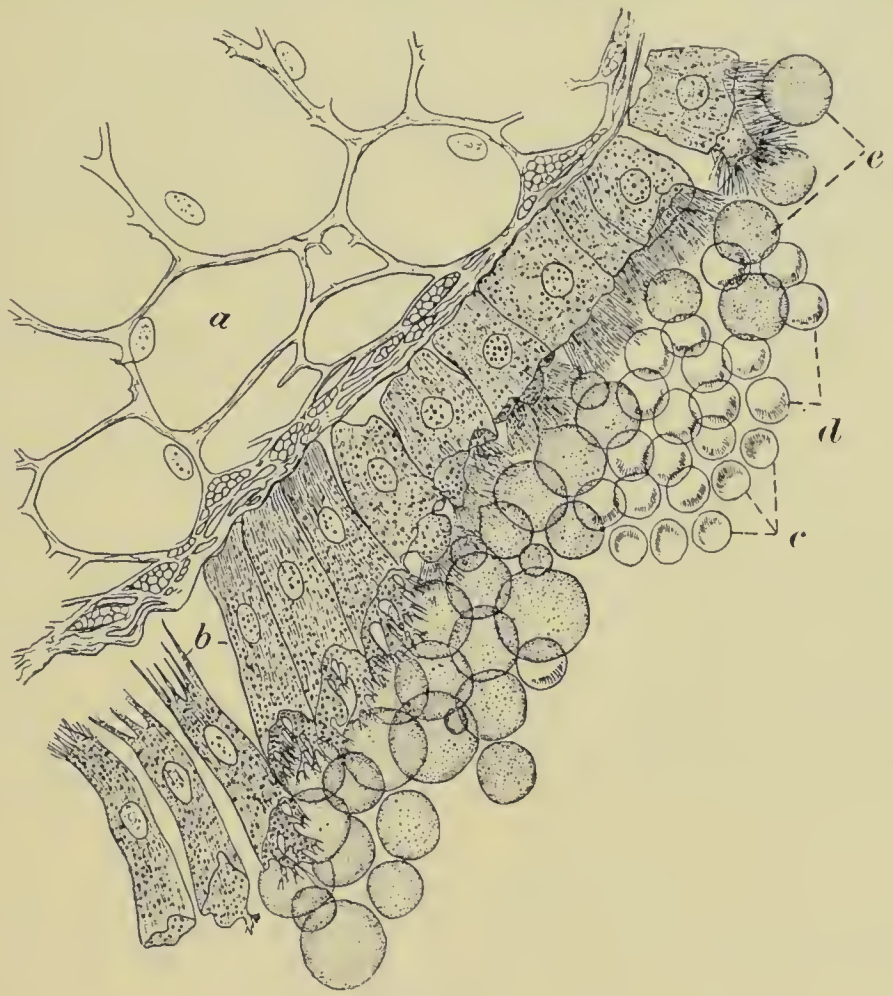


Fig. 72.

Fasciola hepatica. Schnitt durch den Darm. a Großzelliges Bindegewebe, b Epithel, c Blutkörperchen des Wirtes (Hammel), d gequollene Blutkörperchen, e „Chylustropfen" (nach Sommer aus Biedermann).

Drüsenzellen sind nicht gefunden worden). Jedenfalls konnten Wright und Macallum[1]) im Darm der Polystomide Sphyranura osleri Wright, alle Stadien des Zerfalls (Verdauung) von Epithel- und Blutelementen des Wirts (Necturus) nachweisen, ohne daß hier von einer Verdauung unter unmittelbarem Plasmaeinfluß die Rede wäre: weitgehende Pseudopodienbildung fehlt (am freien Ende der Zellen sind nur feine Streifen nachzuweisen), auch finden sich z. B. ausgedaute Kerne, deren Caryoplasma verschwunden, deren Chromatin aber erhalten ist. Fraglich ist,

[1]) Wright, Ramsay, R. and A. B. Macallum, Journ. Morphol. Boston Vol. 1, 1887, p. 1.

ob hier überhaupt noch Phagocytose vorkommt, die nach Ansicht der Autoren im besten Falle „nur eine untergeordnete Rolle spielt". Hingegen konnte bei einem anderen Trematoden (Aspidogaster conchicola) Voeltzkow[1]) Phagocytose evident machen (S. 256 und Taf. 15, Fig. 6). Er findet in den Darmzellen des Parasiten gewisse, stark lichtbrechende Körnchen. Nach dreiwöchentlichem Hungern verschwinden sie fast völlig und ausgeschlüpfte Tiere lassen sie gänzlich vermissen. Die nämlichen Körperchen finden sich aber in den amöboiden Blutzellen der Wirtsmuscheln. Auch durch ihre Ätherlöslichkeit (fettartige Substanz) lassen sich, an beiden Fundstellen in gleicher Weise, diese Körnchen charakterisieren. —

2. Die Fermente. Sehr gering sind unsere Kenntnisse über Wirkungsweise und Sekretion der verdauenden Fermente, sei es derer, die im Darmraume oder derer, die in den Vakuolen wirken. R. Kobert[2]) gewann aus Distomum hepaticum fibrinlösende Extrakte und Emil Abderhalden und R. Heise[3]) wiesen im Darm des Leberegels eine Protease nach, die aus Pepton („Roche" aus Seide dargestellt, tyrosinreich) Tyrosin abspaltet. Weinland (Handb. d. Biochemie) fand auch eine Amylase bei Distomum. Über die Art der Fermentabsonderung wissen wir gar nichts, wenn wir davon absehen, daß die Pseudopodien beim Leberegel während des Zerfalls der Blutkörperchen eine andere Gestalt aufweisen, als bei der Aufnahme der „Chylustropfen". Es wäre hiernach an sekretive und absorptive Funktion ein und derselben Zelle zu denken, und wir könnten von sekretiven (feine Fäden) und absorptiven (verzweigte Lappen) Pseudopodien reden.

D. Weitere Schicksale der Absorpta. Die phagocytierten fettartigen Körperchen in den Darmzellen von Aspidogaster „werden zu weiterer Verwendung gelöst und in das Körperparenchym übergeführt". (Voltzkow S. 256).

E. Reservestoffe. Der wichtigste Reservestoff, den Trematoden, wie andere Parasiten aufzuspeichern vermögen, dürfte Glykogen sein, das sich bei Distomum hepaticum in beträchtlichen Mengen findet[4]).

3. Die Bandwürmer (Cestoden).

A. Allgemeines über das Parasitenleben der Bandwürmer.

Im erwachsenen Zustande sind die Bandwürmer fast durchweg Bewohner des Darmkanals von Wirbeltieren. Sie bevorzugen den Dünndarm. Die Hauptkörpermasse wird bei fast allen Bandwürmern durch eine Anzahl sog. Glieder (Proglottiden) gebildet, die je einen vollkommen ausgebildeten Geschlechtsapparat besitzen. Die ganze Gliederkette aber wird an der Wand des Wirtsdarmes durch den kleinen Kopf (Scolex) befestigt, an dessen Hals fortwährend neue Kettenglieder entstehen, als Ersatz für die reifen hinteren Proglottiden, die der Fortpflanzung halber abgestoßen werden. —

Der Kopf der verschiedenen Bandwurmarten weist verschiedenartige Einrichtungen auf, mit Hilfe derer er sich an der Darmschleim-

[1]) Voeltzkow, Arb. zool. Inst. Würzburg Bd. 8, 1888, S. 249.
[2]) Kobert, Arch. ges. Physiol. Bd. 99, 1903, S. 116.
[3]) Abderhalden und Heise, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 62, 1909, S. 136.
[4]) Weinland, E., Zeitschr. Biol. Bd. 41, 1901, S. 69.

haut befestigt (Fig. 73). Saugnäpfe, die ähnlich geformt, ähnlich funktionieren, wie die Saugnäpfe der Trematoden (die Tänien besitzen stets vier Saugnäpfe). Sie vermögen die Schleimhaut des Wirtsdarms knopfartig in sich einzusaugen, wobei das gepackte Epithel schwer geschädigt werden kann. Statt der runden Saugnäpfe können auch längliche Sauggruben vorkommen (Bothridien, bei Bothriocephaliden u. a.). Zu den Näpfen gesellen sich noch bei vielen Arten Haken, die in verschiedener Anordnung an den Organen des Scolex angebracht sind, zuweilen auf einem unpaaren, vorderen, beweglichen Zapfen, dem „Rostellum".

Das Rostellum ist mit besonderer Muskulatur versehen, berufen, das Einsetzen und Herausziehen der Haken zu veranlassen.

Die Jugendformen der Cestoden (Finnen) leben nicht im Darm, sondern in den Geweben. Ihr Wirt ist meist nicht der gleiche, wie der, den der ausgewachsene Wurm bewohnt. Auf die Art, wie der Finnenwirt sich mit den Eiern (Embryonen) infiziert, wie dann wieder die Finne mit dem Fleische des „Zwischenwirts" in den Darm des eigentlichen Wirts gelangt, können wir hier nicht eingehen, es sei auf die Lehrbücher der Zoologie verwiesen.

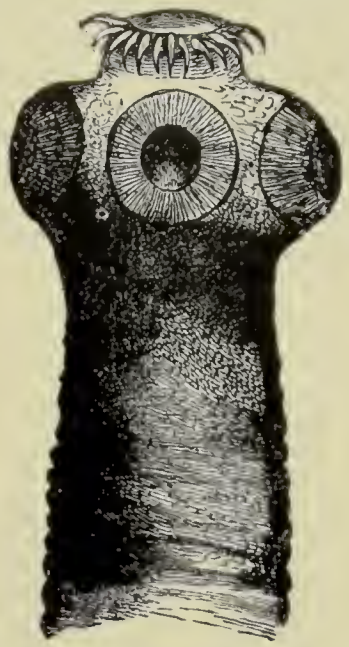


Fig. 73.

Kopf von Taenia solium $^{45}/_{1}$ (aus Braun).

B. Gibt es bei den Cestoden eine fermentative Verdauung?

Den Cestoden fehlen eigentliche Verdauungsapparate vollkommen. Sie leben — wie gesagt, im Darm, meist im Dünndarm —, umgeben von der verdauten Nahrung des Wirtes. Sie absorbieren diese Nahrung in gleicher Weise mit ihrer Körperoberfläche, wie der Wirt dies mit seiner Darmoberfläche tut. Wir müssen also die Körperoberfläche des Wurmes, sowohl des Scolex, als jeder einzelnen Proglottis, als ein Absorptionsorgan betrachten.

Die Frage, ob der Wurm sich irgendwie an der Lösung der aufzunehmenden Nahrung beteiligt, ist unentschieden. Daß er nur Verdautes absorbiert, macht Joseph Langer[1]) wahrscheinlich: Dieser Autor hält Exemplare von Taenia saginata und Dipylidium caninum, 8—24 Stunden in Pferdeserum oder Hühnereiweiß. Diese Eiweißkörper lassen sich späterhin in Extrakten der Würmer, durch entsprechende Antisera nicht nachweisen; sie sind also wohl auch nicht aufgenommen worden. Da Fredericq[2]) bei Taenia serrata (Dünndarm des Hundes) keinerlei Fermente, weder Proteasen noch Diastase hatte nachweisen können, so mußte man annehmen, daß der Wurm jene Verdauung völlig dem Darm des Wirtes überlasse. In neuerer Zeit gibt nun aber R. Kobert[3]) an, aus Hundebandwürmern einen fibrinlösenden Extrakt haben herstellen

[1]) Langer, München. med. Wochenschr. Jahrg. 52, 1905, S. 1665. Im Gegensatz zu den Tänien, nimmt Ascaris unverdaute Eiweißkörper recht wohl (in seinen Darm) auf. Die Eiweißkörper lassen sich in den Wurmextrakten, mit entsprechendem Antiserum, nachweisen („präzipitieren").

[2]) Fredericq, Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391.

[3]) Kobert, Arch. ges. Physiol. Bd. 99, 1903, S. 116.

zu können (S. 121), ein Befund, der durch E. Abderhalden[1]) volle Bestätigung erfahren hat: Extrakte aus Cestodengewebe sind sogar reich an Protease, die aus Seidenpepton Tyrosin abzuspalten vermag. Auch eine Amylase scheint den Tänien nicht zu fehlen (Weinland[2]). Allein, es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Fermente nicht nach außen abgegeben werden, daß sie sich nicht an einer Verdauung des Inhaltes vom Wirtsdarm beteiligen; sie dürften wohl auf die Nährstoffe, erst nach ihrer Absorption durch den Bandwurmkörper wirken. Jedenfalls konnte Abderhalden beweisen, daß die Oberfläche des Cestodenkörpers keine Protease abscheidet.

C. Die Absorption durch die Körperoberfläche.

Der Bandwurmkörper wird von einer dicken Cuticula umkleidet (Fig. 74, Cu). Unter ihr finden wir eine dünne Plasmalage, die nichts

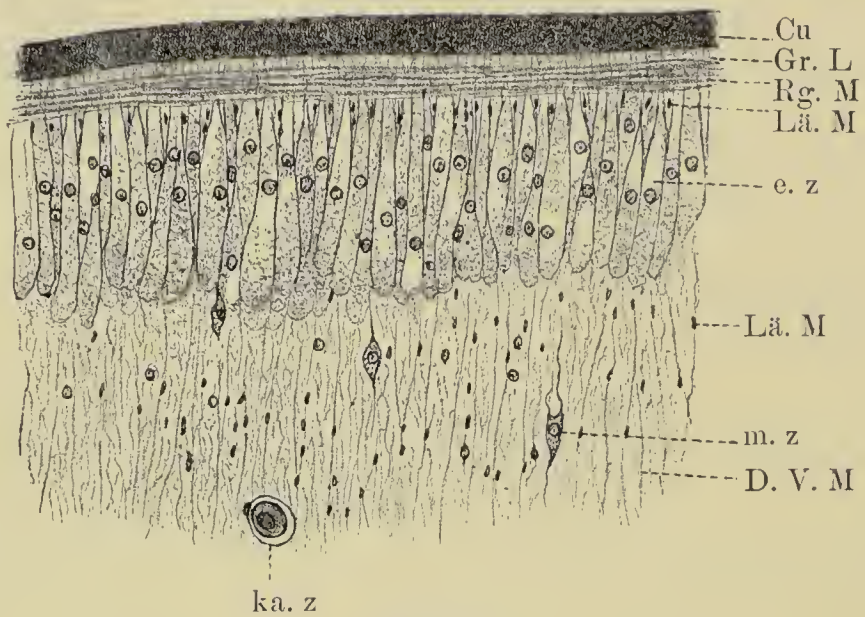


Fig. 74.

Taenia saginata, Stück eines Querschnittes. Cu Cuticula, Gr. L Grenzlamelle, e. z Epithelzellen, Rg. M Ringmuskulatur, Lä. M Längsmuskulatur, D. V. M. Dorsoventralmuskulatur, m. z Muskelzelle, ka. z Kalkzelle (aus K. C. Schneider)

anderes darstellt, als eine Verbreiterung der distalen Ausläufer der Epithelzellen. Der eigentliche Körper dieser Epithelzellen (e. z) ist tiefer ins Parenchym gerückt. Zwischen diesen Zellen und der subkutikulären Plasmaschicht befindet sich die sog. Basalmembran (die Außenschicht des Parenchyms, gr. L.), ferner Ringmuskeln (Rg. M.) und Längsmuskeln (Lä. M.). Durch sie treten die, sich gabelnden Ausläufer der Epithelzellen hindurch, welche die Plasmaschicht unter der Cuticula bilden. Diese Cuticula soll nach manchen Autoren, zum Zwecke der Absorption, von „Porenkanälen" durchbohrt sein. Ja Mingazzini[3]) will sich von ihrer absorptiven Tätigkeit über-

[1]) Abderhalden, E., Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 74, 1911, S. 409.

[2]) Bei Hundebandwürmern und Taenia saginata konnte Kobert keine Amylase nachweisen. Weinland (in Oppenheims Handbuch der Biochemie, Jena 1909) gibt an, bei Taenia Amylase gefunden zu haben.

[3]) Mingazzini, Pio, (Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 10, 1901, Sem. 2, p. 307) will den Namen Cuticula nur einer dünnen inneren Lage des ganzen Gebildes zuerkennen, während die äußere Lage, aus Chymus des Wirtstieres, durch ein Sekret des

zeugt haben. Doch ist die Existenz dieser Kanäle im ganzen noch recht fraglich. Soviel steht fest: Der Chymus des Wirtes tritt durch die Cuticula, und gelangt (durch die subkutikuläre Plasmaschicht der Epithelzellen) in das Parenchym. Für diesen Weg der Aufnahme spricht „das Auftreten von Fetttröpfchen in den Proglottiden, die bei gewissen Formen vollständige Übereinstimmung der Farbe frischer Bandwürmer mit der Färbung des Darminhaltes ihrer Wirte und der Übergang von Substanzen, die aus eingeführten Medikamenten herrühren (Eisen-, Quecksilberpräparate) in die, den betreffenden Darm bewohnenden Bandwürmer u. a. m.“ [1]).

Bei der Larve von Ligula [2]) (monogramma und L. digramma) kommen Porenkanäle — wie sie, so deuteten wir an, bei vielen anderen Cestoden beschrieben werden — in der Cuticula nicht vor; hingegen finden sich zahlreiche breite Einsenkungen in ihr, welche dicht über der Basis der Cuticula blind enden (Fig. 75). Unter diesen Einsenkungen finden sich längliche Zellen (KZ), deren distale Ausläufer (Verbindungsstücke) zierliche körbchenartige Gebilde aussenden, die ihrerseits die Cuticulareinsenkungen umklammern. Diese Zellen, die sich nicht bei anderen untersuchten Cestoden (mit der Golgimethode) nachweisen ließen, liegen in der Subcuticularschicht (Epithel) und dürften jedenfalls keine Sinneszellen sein (Fehlen einer Nervenfaser). Es ist vielmehr wahrscheinlich, daß sie im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen. Die Nahrung (Produkte der durch den Wurm in der Leibeshöhle des Wirts erzeugten Peritonitis) würde dann durch die Cuticulareinsenkungen eindringen, von den Körbchen aufgenommen und durch das Zwischenstück den Zellen selbst zugeführt werden; wie ja auch wahrscheinlich bei anderen Cestoden die Plasmaschicht der Subcuticularzellen unter der Cuticula die Nahrung aufnimmt, von wo diese durch die erwähnten gegabelten Ausläufer wohl den Zellen zuwandert. Die Körbchenzellen von Ligula besitzen auch proximal Ausläufer, vielleicht berufen, die Absorpta an das Parenchym weiter zu leiten.

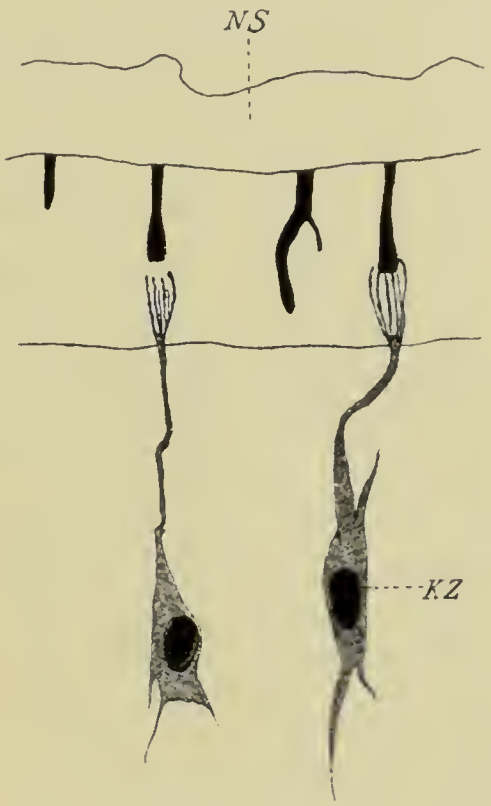


Fig. 75.

Körbchenzellen aus einem Querschnitt durch Cuticula und Epithel von Ligula. Die Einsenkungen in der Cuticula sind imprägniert. NS Niederschlag, KZ Körbchenzelle. Vergr. 550 fach (nach Zernecke).

Bandwurms gebildet werden soll. Die Masse soll dann durch Kanälchen der eigentlichen Cuticula in das Innere des Wurms gelangen. Was das vorherige Niederschlagen einer durch feine Porenkanäle aufzunehmenden Flüssigkeit für eine Bedeutung haben sollte, ist unerfindlich. Daß die Cuticula durch Reagentien aufgelockert werden kann, ist bekannt.

[1]) Braun, M., Die tierischen Parasiten des Menschen. Würzburg, 1908, A. 4. S. 226.

[2]) Zernecke, Ernst, Untersuchung über den feineren Bau der Cestoden. Inaug.-Diss. phil. Fak. Rostock 1895. Jena, G. Fischer (S. 57).

D. Reservestoffe. Außer den erwähnten Fetttröpfchen ist reichliches Vorkommen von Glykogen in Bandwürmern beschrieben worden[1]), in den Finnen[2]), wie im ausgewachsenen Bandwurm[3]). Hier (Taenia) findet es sich hauptsächlich im Parenchym. Insbesondere findet Anhäufung zu Beginn der Ausbildung der Geschlechtsprodukte statt; wenn die Eier sich dann entwickeln, so verschwindet das Glykogen wieder.

Im Parenchym der Bandwürmer und Finnen erkennt man sog. Kalkzellen (Fig. 74. ka . z), Zellen, die eine dünne Plasmahülle um einen von ihnen ausgeschiedenen Kalkkörper bilden. Die Bedeutung dieser stark lichtbrechenden, konzentrisch geschichteten Konkremente von kohlensaurem Kalk ist nicht bekannt.

Bezüglich mancher Besonderheiten des Parasitenlebens überhaupt, sei auf die Nematoden verwiesen.

II. Die „höheren“ Würmer.

Allgemeines über die Organisation der „höheren“ Würmer.

Sehen wir von den Bandwürmern mit ihren eigentümlichen Verhältnissen ab, so finden wir, daß für die ganze Klasse der Plathelminthen die Verdauung auf dem Wege der Phagocytose vor sich geht. Zweifelhaft ist dies für die Ordnung der **Nemertinen**, von denen ja überhaupt schwer zu sagen ist, ob man sie zu den Plattwürmern rechnen kann; unterscheiden sie sich doch durch eine Reihe von Merkmalen höherer Organisation von den übrigen Vertretern der Klasse, auch von den Strudelwürmern, denen sie wohl noch (als frei lebend) am meisten ähneln dürften: ihr Fangapparat ist ein evaginierbarer (nicht nur vorstoßbarer), zum Teil mit Giftdrüse und Stilett versehener Rüssel. Er ist in einer, vom Darm völlig unabhängigen Rüsselscheide (oberhalb des Darmes, im Parenchym) untergebracht. Der Darm, der beiderseits mit Blindsäcken versehen ist[4]), mündet hier, am Hinterende, durch einen Enddarm und After. Wie dem auch sei, doch liegen auch hier Angaben vor, daß die, durch Vorverdauung im Vorderdarm entstandenen Partikel, im Mitteldarm phagocytiert werden[5]). Mit dieser Gruppe aber sind auch die feststehenden Beispiele für Verdauungsphagocytose erschöpft, nur bei Mollusken und bei Milben, werden wir noch kurz analoge Vorgänge kennen zu lernen haben.

Extrazelluläre Verdauung: Die höher stehenden Würmer schon zeigen ganz anderes Verhalten: Die Nahrung wird im Darmraume durch das Sekret besonderer Drüsenzellen völlig gelöst, die Lösung sodann absorbiert, d. h. sie gelangt, in die Zellen des Darmepithels nun nicht mehr auf dem Wege der amöboiden Aufnahme von seiten der Zelle, sondern durch den, wie in der Einleitung ausgeführt, dem Wesen nach unbekannten Prozeß der Absorption. Eine primäre Verdauung der Absorpta in einer Zellvakuole braucht hier nicht mehr stattzufinden. Doch scheint keineswegs bei Wirbellosen der Durchtritt der Stoffe durch die Darmwand in den Körper

[1]) Weinland, Zeitschr. Biol. Bd. 41, 1901, S. 69. Die Trockensubstanz besteht nahezu zur Hälfte aus Glykogen (Taenia).

[2]) z. B. Brault, A. und M. Loeper, Journ. Physiol. Pathol. gén. Paris T. 6, 1904, p. 295 in der Keimschicht der Blasenwand von Echinococcus.

[3]) Busch, P. W. C. M., Arch. intern. Physiol. Vol. 3, 1905, p. 49.

[4]) Bei Carinella und Malacobdella fehlen sie, bei letzterer Art liegt der Darm, wohl zur Oberflächenvergrößerung, in Serpentinen.

[5]) v. Graff, Morph. Jahrb. 1879 bei Geonemertes chalicophora.

so schnell vor sich zu gehen, wie bei Wirbeltieren. Stoffe, die man leicht nachweisen kann, wie Fett und Eisen, finden sich häufig noch längere Zeit nach der Fütterung in den Zellen. Dazu lassen sich in diesen, der Absorption dienenden Gebilden, meistens Aufbauprodukte aus den absorbierten Substanzen nachweisen, die sicherlich als Reservestoffe dienen. Kurz, die Darmepithelzellen der wirbellosen Tiere dürften eine Art Übergang zwischen den Phagocyten der Schwämme, Cölenteraten und Plathelminthen einerseits und den Darmzellen höherer Tiere darstellen: Sie resorbieren zwar einmal nur Gelöstes, bis zu Ende Verdautes, aber sie halten es fest, bereiten daraus (zum Teil gleich der Leber der Wirbeltiere) speicherbare Substanzen, und geben, wohl nach Maßgabe des Bedarfs, hiervon an die Körperflüssigkeit ab.

Enddarm und After: Einen weiteren Fortschritt gegenüber den Plathelminthen teilen die Würmer, die uns im Folgenden beschäftigen, mit den Nemertinen: Der Mitteldarm steht durch einen Enddarm und dessen Mündung, den After, mit der Außenwelt in Verbindung, derart einen regelmäßigen Gang der Nahrungsmittel von Vorder- durch Mitteldarm in den Enddarm ermöglichend: Vielleicht ist das eine Voraussetzung für die vollkommene Verdauung innerhalb des Darmes, jenen chemischen Großbetrieb, durch den das höhere Tier seine beträchtlichen Nahrungsmassen in kurzer Zeit zu bewältigen und gut auszunützen imstande ist.

Die Leibeshöhle: Bei denjenigen Gruppen der Würmer, denen wir uns nunmehr zuwenden, durchzieht der Darm nicht mehr, in einem Parenchym eingebettet, den Körper, sondern er liegt in einem, vom Hautmuskelschlauch eingeschlossenen Hohlraum, den wir „Leibeshöhle“[1]) nennen wollen. (Ausnahme: die parenchymatösen Hirudineen). Diese Leibeshöhle kann den weiteren Verkehr der assimilierten Nahrungsstoffe vermitteln (Nematoden) oder es kann ein Blutgefäßsystem diese Leistung teilweise oder ganz übernehmen. Wie dem auch sei: jene Verzweigungen, die wir bei Cölenteraten und Plattwürmern kennen lernten, berufen, den einzelnen Körperelementen Nahrung zuzuführen, werden wir hier nicht erwarten können: Häufig ist der Darm ein einfaches gerades Rohr, und da, wo es zur Bildung von Verzweigungen kommt, dienen diese zu ganz anderen Zwecken, als bei jenen niederen Organismen. Wir werden sie im einzelnen kennen lernen.

Darmlose Formen. Bei einigen Würmern fehlt der Darm vollkommen, so bei den Acanthocephalen, parasitären Formen, die mit ihrer Körperoberfläche Nahrung aus dem Darm des Wirtes aufnehmen. In der Hautschicht finden wir hier ein Gefäßnetz (Lakunennetz), das offenbar dieser Absorption dient[2]). Bei den, in ihren Weibchen parasitisch lebenden Männchen von Bonellia ist ein Darm zwar ausgebildet, doch fehlen Mund und After. Ebenso ist der Darm der — nur ihrer Sexualfunktion lebenden — Männchen der Rotatorien meist zu einem Gewebsstrang reduziert.

Auch bei manchen Nematoden, z. B. den Mermithiden u. a., kann der Darm in bestimmten Lebensperioden zurückgebildet sein.

[1]) Morphologisch handelt es sich da um recht verschiedenartige Körperhöhlen.

[2]) Bemerkenswert ist, daß R. Kobert (Arch. ges. Physiol. Bd. 99, 1903, S. 116) Extrakte aus Echinorhynchusexemplaren (die in Formalin aufbewahrt worden waren) herstellte, die Fibrin aufzulösen vermochten (S. 121). E. Weinland (in Oppenheims Handb. der Biochemie) gibt an, bei Echinorhynchus Amylase gefunden zu haben.

1. Die Nematoden.

A. Die Lebensweise der Nematoden.

a) Allgemeines. „Die Nematoden leben teils frei in süßem oder salzigem Wasser, in Erde, Schlamm, zwischen faulendem Laub, teils parasitisch in den verschiedensten Organen bei Tieren, oft auch bei Pflanzen" (Braun).

Die freilebenden Nematoden gehören vornehmlich zu der Familie der Enoplidae, welche an Pflanzen leben, vorwiegend im Wasser, ohne jedoch der Landfauna zu fehlen; ferner zu der Familie der Anguillulidae. Viele Anguilluliden leben stets frei, wie die Gattung Diplogaster und Anguillula. Sie nähren sich dann vorwiegend von, zum Teil faulenden Pflanzen (Pilzen). Anguillula aceti hingegen lebt bekanntlich in sauren Flüssigkeiten wie Essig, „Most" etc.[1]).

Manche Anguilluliden sind im ausgewachsenen Zustande freilebend, schmarotzen aber als Larve, ein Parasitismus, der fakultativ sein kann (z. B. es können die Larven von Rhabditis appendiculata in Arion empiricorum leben). Bei den Angiostomiden wechselt schmarotzende Generation mit freilebender ab (Heterogonie z. B. bei Angiostomum nigrovenosum). Wir unterscheiden hier eine getrennt geschlechtliche Generation in schlammiger Erde und eine zwitterige Generation, welche in der Lunge von Rana (fusca, aber auch esculenta) vorkommt. Die Erscheinung, daß sich der Parasitismus auf einen Teil des Lebens beschränkt, ist bei Fadenwürmern überhaupt weit verbreitet. So leben die Gordiiden[2]) und Mermithiden, die in der Jugend schmarotzen, später frei, aber offenbar ohne Nahrungsaufnahme, von dem aufgenommenen Nahrungsvorrate. Ihr Verdauungsapparat ist dann, wie wir sehen werden, meist verkümmert.

Umgekehrt schmarotzt z. B. Ankylostoma duodenale ausgewachsen im Darme des Menschen. Die Larve hingegen entwickelt sich im Kote, mit dem sie abgesetzt wird, und von dem sie lebt[3]). Wie häufig bei Nematoden, so unterscheidet sich auch hier das freilebende Stadium durch größere Differenzierung des Organs der Nahrungsaufnahme, von den parasitischen Stadien der gleichen Art: Der Ösophagus zeigt hinten eine kugelförmige Anschwellung mit Kauvorrichtungen, wie sie vornehmlich für die freilebenden Arten und Stadien der Gattung Rhabditis charakteristisch ist.

Die reife Larve verläßt den Kot, von der letzten abgelösten, aber nicht entfernten Häutungshaut, als von einer Scheide umgeben; sie wandert in Wasser oder feuchte Erde und wartet, von Reserven lebend, auf die Gelegenheit, in einen Menschen zu gelangen[4]).

Während die Embryonen von Ascaris noch im Ei in den definitiven Wirt gelangen[5]), findet bei vielen Arten Wirtswechsel statt. Ich er-

[1]) Manche Anguilluliden sind bekannte Pflanzenschmarotzer, so Heterodera schachtii, der Erreger der „Rübenmüdigkeit", das „Weizenälchen" u. a.

[2]) Neuerdings als Gruppe für sich von den Nematoden getrennt (siehe z. B. Braun)

[3]) Kot, der einer gemischten Kost entstammt, ist hierbei ein günstigerer Nährboden als solcher, der nur aus pflanzlichen Stoffen besteht.

[4]) Looß, A., The Anatomy and Life History of Agchylostoma duodenale Dub. Rec. Egypt. Gov. School Med. Vol. 3, Cairo 1905. Nematoden in C. Mense's Handbuch der Tropenkrankheiten. Leipzig, A. Barth, 1905, Bd. 1.

[5]) Man findet vielfach noch, zumal in älteren Büchern, daß der Magensaft des Wirts die Eischale der Parasiten (Ascariden, Cestodenoncosphären) unmittelbar löst

innere an die bekannten Verhältnisse bei der Trichine (Trichinella spiralis), wo die Larve die Muskulatur des gleichen Wirtes bewohnt, dessen Darm die Elterngeneration beherbergt; die Larve muß aber, um geschlechtsreif zu werden, in den Darm eines anderen Wirtes übertragen werden. — Filaria medinensis des Menschen dürfte als Larve in Cyclopsarten leben, mit denen sie von Menschen, die unsauberes Wasser trinken, aufgenommen wird. Die Blutfilarie des Menschen (F. bancrofti oder F. sanguinis hominis) hat Mücken zum Zwischenwirt, durch deren Stich sie auf den Menschen — vergleichbar den Malariaparasiten — übertragen wird.

b) Art der Nahrung bei einigen Parasiten. Entsprechend den mannigfachen Arten des Parasitismus, sind wohl auch die Stoffe, welche die Würmer im Wirt aufnehmen, verschieden. Filarien, Muskeltrichinen etc. dürften Gewebssäfte und Blut, Ascariden und Oxyuren Darminhalt, anderen, wie Ankylostoma, Gewebselemente zur Nahrung dienen.

Darminhalt fressen also beispielsweise die Arten der Gattung Oxyuris. Diese Tiere haften nicht an der Schleimhaut, sondern sie bewegen sich, lebhaft sich schlängelnd, im Darminhalt. Während ältere, legereife Weibchen nicht mehr fressen, findet man den Darm jüngerer Würmer stets mit Pflanzenteilchen gefüllt (M. Jerke[1]). Bei O. curvula aus Pferd, Esel und Maultier handelt es sich nur um „Trümmer von Gramineen und zwar die Oberhaut der Blätter" (H. Ehlers[2]).

Anders bei Ankylostoma (Dochmius) duodenale[3]: „Gelangen reife Ankylostomalarven (deren Schicksal bis zur Reife uns schon bekannt ist) auf die Haut des Menschen, so bohren sie sich unter Zurücklassung ihrer Scheiden in dieselbe ein, wobei sie hauptsächlich die Haarfollikel als Eintrittspforte benützen" (Handb. S. 130). Nach komplizierter Wanderung, unter Benützung von Lymph- und Blutwegen, gelangen sie in den Darm[4]), wo sie sich an die Schleimhaut mit ihrer Mundkapsel festheften und die Gewebselemente dieser Schleimhaut „abzuweiden" beginnen.

War man früher der Ansicht, daß der Wurm ein echter Blutsauger sei, so zeigte Looß, daß nur zuweilen sich Blut in ihrem Darm befinde. Hingegen ist die Darmschleimhaut die eigentliche Nahrung der Würmer; „die Würmer fressen sie in sich hinein, und treffen sie dabei zufällig auf ein Blutgefäß, so wird dessen Wand ebenfalls korrodiert". Das ausströmende Blut wird vom Wurm aufgenommen oder bildet die, für den mit Ankylostomen behafteten Darm charakteristischen Blutungen[5]).

und daß dadurch die Embryonen befreit werden. Es scheint jedoch, daß dem nicht so ist. F. Dévé, C. R. Soc. Biol. Paris 1907, Nr. 2 (T. 63), p. 332, findet, daß sich Echinokokken auch dann entwickeln können, wenn man die Oncosphären Kaninchen in die Gewebe implantiert. L. Jammes und A. Martin (C. R. Acad. Sc. Paris T. 143, 1906, p. 189) finden, daß der Magensaft die Eischale von Ascaris vitulorum keineswegs löse, daß er aber als entwicklungsfördernder Reiz diene, und daß der Wechsel der Reaktion, wie er beim Übergang von Magen zu Darm stattfindet (sauer-alkalisch), auch im künstlichen Medium die Entwicklung der Embryonen begünstige.

[1]) Jerke, Jena Zeitschr. Naturw. Bd. 35, 1901, S. 347.

[2]) Ehlers, Arch. Naturgesch. Jahr. 65, Bd. 1, 1899, S. 1, nach F. Dujardin, Ann. Sc. nat. Zool. (3) Vol. 15, 1851, p. 302.

[3]) Looß, A., The Anatomy and Life History of Agchylostoma duodenale Dub. Rec. Egyp. Gov. School. Med. Vol. 3, Cairo 1905; Nematoden in C. Menses Handb. d. Tropenkrankheiten. Leipzig, J. A. Barth, 1905, Bd. 1.

[4]) Die Larven können übrigens auch durch den Mund aufgenommen werden und so unmittelbar in den Darm gelangen.

[5]) Doch sind diese Blutungen keineswegs die Ursache der schweren anämischen Erscheinungen der Patienten; diese werden höchstwahrscheinlich durch ein giftiges Drüsensekret des Wurmes verursacht.

Wo der Wurm sitzt, fehlen am Wirtsdarm Zotten und Epithel; das Epithel ist auch im Umkreise des Wurms zerstört (Looß, Handbuch, und Monogr. S. 98 ff.).

e) Der Schutz der darmbewohnenden Nematoden (und anderer Parasiten) gegen die proteolytischen Fermente des Wirts. Im Zusammenhang mit der Frage nach dem Schutze der Magen- und Darmschleimhaut vor Selbstverdauung, untersuchte E. Weinland[1]) das Problem, wie etwa Ascariden (A. suilla) sich gegen die Wirtsfermente schützen. Es gelang ihm, aus diesen Würmern einen Saft zu extrahieren, der die Wirkung peptischer und tryptischer Fermente stark zu verlangsamen vermochte. Er nahm das Vorhandensein von „Antifermenten" („Antipepsin" und „Antitrypsin") an. Diese Stoffe können durch Kochen unwirksam gemacht werden; sie lassen sich aus dem Extrakt durch Alkohol ausfällen, ohne ihre hemmende Eigenschaft völlig zu verlieren. Man kann mit ihnen „Fibrin imprägnieren, welches sich alsdann — ebenso wie ‚lebendes Gewebe' — gegen die Einwirkung der proteolytischen Fermente kürzere oder längere Zeit unangreifbar erweist". Ähnliches fand sich bei Tänien (T. expansa und T. saginata). Interessant ist insbesondere auch die Tatsache, daß bei Cystiecrken auf diese Weise nur der Kopf geschützt ist, die eigentliche Blase aber durch Pepsin-Salzsäure (Magenverdauung) gelöst wird (Weinland an C. tenuicollis von Taenia marginata).

B. Mund, Vorderdarm und Nahrungsaufnahme[2]).

1. Der Mund.

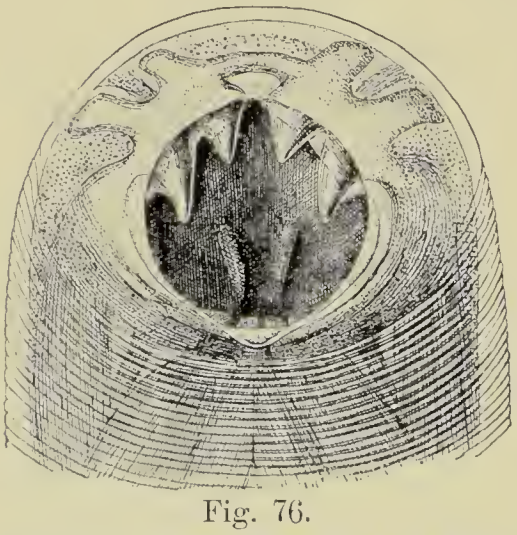


Fig. 76.
Ankylostoma duodenale, Kopfende mit der chitinigen Mundkapsel und ihrer Zahnbewaffnung (nach Looß aus Biedermann).

Der Mund ist eine Öffnung am vorderen Körperende. Er kann eine einfache, runde oder dorsoventral elliptische Öffnung sein, eingefaßt von einem verdickten Hautsaum, oder aber der Mund bildet eine ansehnliche „Kapsel": „Ihre Gestalt ist topfähnlich, bald kugelförmig, bald mehr platt gedrückt". „Ihre vordere Öffnung ist kreisrund, elliptisch, sechseckig oder spaltförmig. Die innere Fläche ist entweder glatt oder mit zahn- und lappenartigen Verdickungen besetzt" (Filaria, Cuculanus, Oxyuris, Leptodera, Strongylus u. a.). Bei Ankylostoma (Fig. 76) beschreibt Looß (a. a. O.) eine halbeiförmige Mundkapsel mit schräg nach

[1]) Weinland, Zeitschr. Biol. Bd. 44, 1903, S. 1. Siehe auch Dastre und Stassano, C. R. Soc. Biol. T. 55, 1903, p. 130, denen zufolge das Antiferment von Tänia nicht das Trypsin, sondern die „Enterokinase" hemme, durch welche das Trypsinogen in Trypsin verwandelt wird. Hamill jedoch (Journ. Physiol. London Vol. 33, 1905/06, p. 479) findet, daß das Antiferment von Ascaris megalocephala im Sinne Weinlands auf das fertige Trypsin hemmend wirkt. Antifermente scheinen weit verbreitet zu sein. Zunächst im Magen und Darm der Säugetiere (E. Weinland, ibid. S. 45), dann aber auch bei anderen Wirbellosen: Hjalmar Jensen (Ann. Jard. bot. Buitenzorg., Suppl. 3, 1910, p. 941) fand bei den, in den Kannen von Nepenthes lebenden Fliegenlarven, Antiferment gegen die Protease dieser Insektenfallen, vermißte sie aber bei nahe verwandten Larven, die in gewöhnlichem Wasser leben.

[2]) Als allgemeine Grundlage zu den folgenden Darstellungen diente Schneider, Anton, Monographie der Nematoden. Berlin, G. Reimer, 1866.

dem Rücken gestellter Öffnung, so daß der ventrale Mundrand am meisten vorsteht. Auf diesem ventralen Mundrande (in der Fig. also oben) stehen zu beiden Seiten der Mittellinie je ein paar starker Zähne, mit nach rückwärts gekrümmter scharfer Spitze. „In der Nähe des Bodens der Mundkapsel springen endlich noch zwei sägezahnähnliche Chitinplatten, die inneren ventralen Zähne, von der Ventralwand aus, frei in die Mundhöhle vor". Die Dorsalwand trägt zwar auch Vorsprünge, die man Dorsalzähne genannt hat, die aber nach Looß nicht als Zähne aufzufassen sind.

Sehr häufig ist der Rand der Mundkapsel nicht einheitlich, sondern gelappt, es sind also Lippen ausgebildet, die in Zwei-, Drei-, Vier- und Sechszahl auftreten können. Ascaris z. B. hat eine Ober- und zwei Unterlippen. Um den Mund stehen immer Papillen, zu denen vom Schlundring Nerven gehen (Oxyuris curvula u.a., Ehlers[1]) S. 16, Jerke[2]) S. 366) und die als Tastorgane angesehen werden.

Die Bedeutung des Mundes. Der Mund dient offenbar zum Festheften, wenigstens bei denjenigen Arten, die nicht, wie etwa Oxyuris, sich frei bewegen. Wo ihm Zähne fehlen, da dürfte er nur dazu dienen, sich festzusaugen, wobei freilich der negative Druck durch den Ösophagus herbeigeführt zu werden scheint, welcher ganze Gewebszipfel in den Mund zu saugen vermag. Sind Zähne vorhanden, wie bei Ankylostoma, so mögen sie vielleicht der Befestigung, vornehmlich aber der Zerstörung der aufzunehmenden Gewebselemente dienen. Die Mundform kann durch 4—6 Muskelbündel („Cephalo-ösophageale Muskeln, Looß) verändert werden, was sowohl bei Anlegen der Mundränder zum Ansaugen, als (eventuell) zum Einsetzen und Herausziehen der Zähne benutzt wird[3]). Bei Ankylostoma werden die ventralen Zähne bis zur Wurzel in den, in den Mund eingesogenen Gewebszapfen versenkt. —

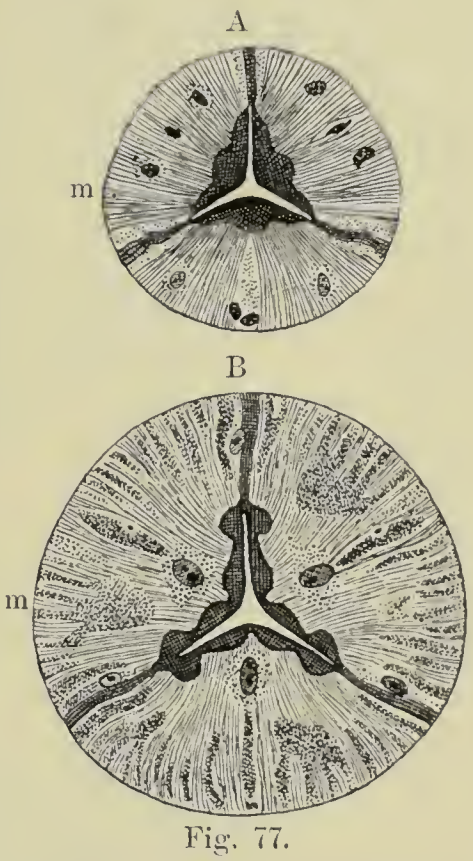


Fig. 77.

Ankylostoma. Querschnitte durch das vordere (A) und hintere (B) Ende des Ösophagus. m Radiärmuskeln (nach Looß aus Biedermann).

2. Der Ösophagus.

Der Ösophagus ist bei den Nematoden ein dickwandiges, etwa flaschenförmiges Rohr, dessen Lumen von einer Cuticula ausgekleidet ist. Von außen umgibt eine offenbar feste Membran diesen Schlund, die Grenzmembran des „Isolationsgewebes", das den Darm umgibt. Die Wand selbst besteht aus durchaus radiär gestellten Muskeln (Fig. 77 m), die

[1]) Ehlers, Arch. Naturgesch. Jahrg. 65, Bd. 1, 1899, S. 1.

[2]) Jerke, Jena. Zeitsch. Naturw. Bd. 35, 1901, S. 347.

[3]) de Man (Anatomische Untersuchungen über freilebende Nordsee-Nematoden. Leipzig 1886) und Rauther (Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23, 1907, S. 703) beschreiben bei Enoplus „3 Paar spitzer, einwärts gekehrter Zähne, deren jedes auf dem vorderen Ende eines beweglichen Kiefers steht" (Rauther S. 720). Diese Kiefer werden durch ein Paar Protrusoren und einen unpaaren Retraktor bewegt.

das Lumen erweitern, und denen die Elastizität der Innencuticula und wohl auch der Turgor der Ösophaguswand entgegenwirkt. Zwischen den Muskelfasern befindet sich, abgesehen von den zu beschreibenden Drüsen, „blasig-körniges Zwischengewebe", d. h. zellige Elemente oder deren Reste, die Matrixzellen der Cuticula und Bildner der Muskelfibrillen. „Seiner äußeren Gestalt nach ist der Ösophagus drehrund oder undeutlich dreieckig. Gewöhnlich verdickt sich derselbe nach hinten. Diese Verdickung findet entweder allmählich oder durch plötzliche Anschwellung statt, welche wir einen Bulbus nennen werden" (A. Schneider)[1]). Damit ist freilich die Mannigfaltigkeit der äußeren Form des Organs keineswegs erschöpfend angedeutet (siehe auch Fig. 78).

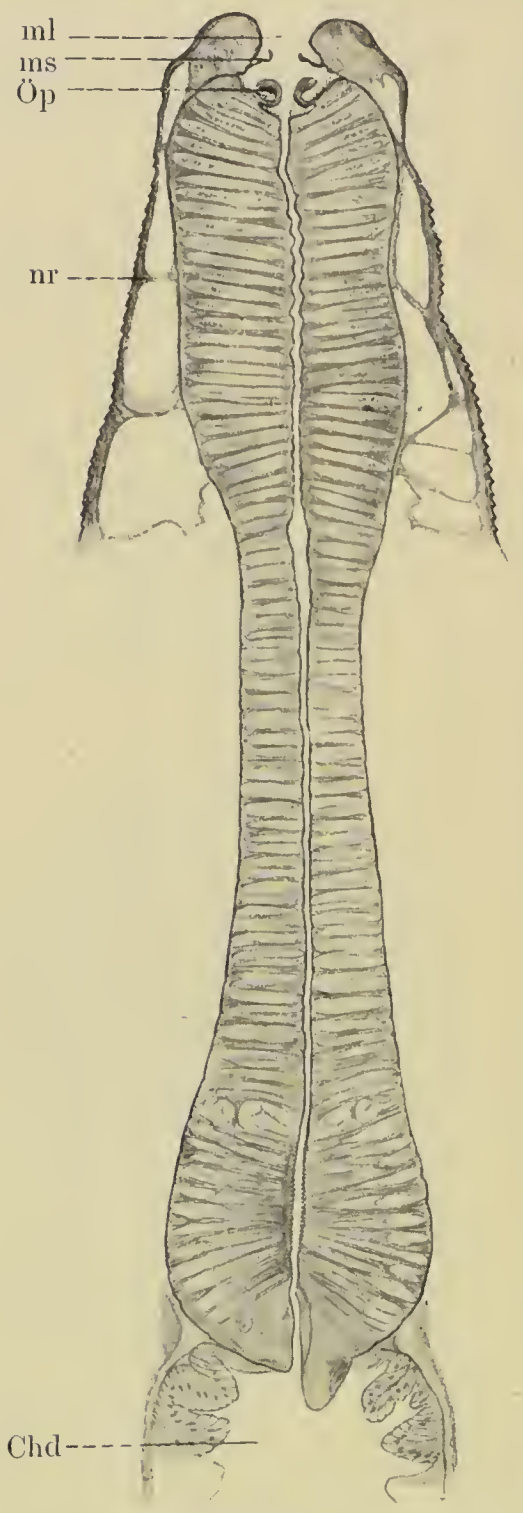


Fig. 78.

Ösophagus von Oxyuris mastigodes. ml Mundhöhle, ms Mundsaum, Öp Ösophaguspapille, nr Nervenring, Chd Mitteldarm (nach Jerke).

Das Lumen ist im Querschnitt dreistrahlig, eine Art Dreieck, dessen Seiten durch die Muskulatur nach außen gezogen, durch die erwähnten Druckkräfte (Turgor, Elastizität) aber derart in das Innere des Dreiecks gedrückt werden können, daß dieses, also das eigentliche Lumen, völlig schwindet. Der Apparat hat ein eigenes Nervennetz mit Ganglienzellen und stellt ein außerordentlich wirksames Pumpwerk dar.

Ösophaguszähne. Die Cuticula des Lumens ist sehr häufig stellenweise mit Unebenheiten versehen, die als zahlreiche wellenförmige Falten, der Wand eine feilenartige Beschaffenheit verleihen (Oxyuris curvula und O. mastigodes im bulbusartigen Teile, nach Jerke), oder aber die Vorsprünge erinnern geradezu an Zähne, und werden auch so benannt. Solche Zähne finden sich, wo ein solcher vorhanden, im Bulbus. „Indem der Ösophaguskanal sich innerhalb des Bulbus plötzlich erweitert, entsteht dadurch ein kleiner Vorsprung. Dieser Vorsprung bildet die Grundlinie einer halbkreisförmigen oder dreieckigen Verdickung der Wandung, welche gewöhnlich mit parallelen Querleisten versehen ist... Durch die Kontraktion und Erschlaffung des Ösophagus werden dieselben aufgerichtet und nach innen gesenkt, und bieten so am lebenden Tier

[1]) Dieser Bulbus ist z. B. für die oben erwähnte sog. „Rhabditisform" charakteristisch.

Fig. 79.

Längsschnitte durch das Kopfende von Ankylostoma duodenale in Verbindung mit der Darmschleimhaut, in der sie festsitzen. Man sieht, wie das Schleimhautgewebe in die Mundhöhle aufgesogen wird, zumal in Fig. B sieht man einen langen Gewebszapfen in den Darm des Wurmes ragen (nach Photographien von Looß, aus Biedermann).

ein sehr wechselndes Spiel verschiedener Stellungen dar. Dieser Apparat kommt vor, fast durchweg bei den Gattungen Pelodera, Leptodera, Oxysoma, Nematoxys, Oxyuris, Heterakis, seltener bei Spiroptera" (A. Schneider). Weitere Formen der „Ösophaguszähne" werden bei anderen Arten beschrieben.

3. Die Drüsen.

a) Die Ösophagusdrüsen. Von allen genannten Autoren werden innerhalb der Ösophaguswand Drüsen beschrieben: Sie liegen jeweils den (beweglichen) „Dreiecksseiten" gegenüber, also in der Mitte der Muskelfelder. Sie sind nach Looß (Monographie S. 86) bei Ankylostoma reichverzweigt, bei Oxyuris aber, bald gleichmäßig körnig, bald grob vakuolisiert (Jerke S. 367). Bei den Oxyuren münden sie nach Ehlers (S. 17) und Jerke je auf den drei sog. Ösophaguspapillen (Fig. 78 Öp). Es springt nämlich dicht unter der Stelle, wo die Mundhaut sich an den Ösophagus ansetzt, die innere Wand des Ösophagus, in den „Dreiecksseiten", je wulstartig vor und trägt daselbst drei schräg nach oben gebogene Papillen, an deren Spitze eben die Drüsen münden. Bei Ankylostoma mündet nach Looß die dorsale Drüse in der Mittellinie der dorsalen Mundkapselwand dicht am Mundrande. Die beiden „subventralen" [1]) Drüsen münden durch feine Poren in das Lumen des Ösophagus, auf der Höhe des Nervenrings.

b) Die Kopfdrüse. Bei Ankylostoma mündet nach Looß „dicht an der Basis des äußeren (ventralen) Hakenzahns auf jeder Körperseite eine enorm entwickelte, die halbe Länge des Tieres durchziehende, einzellige „Kopfdrüse", deren Sekret beim Ausfließen unbedingt in die von den Zähnen geschlagenen Wunden gelangen muß" (Handbuch).

4. Die Nahrungsaufnahme bei den Nematoden, insbesondere bei Ankylostoma duodenale.

Wir haben den Ösophagus seinem Bau nach als kräftiges Saugorgan kennen gelernt, das sein Lumen durch Radiärmuskeln erweitert, durch Elastizität und Turgor verengert. Durch Erweiterung muß das Lumen sich füllen. „Denken wir uns den Zustand der Ruhe von vorn nach hinten allmählich eintreten, so muß die Flüssigkeit mit den darin befindlichen festen Körpern weiter in den Magen geführt werden" (A. Schneider). „Cephaloösophageale" Muskulatur vermag — so nimmt Looß an — den Ösophagus auch (ähnlich dem Pharynx der Trematoden) nach vorn zu ziehen. So bietet die Nahrungsaufnahme für die, von Flüssigem oder Breiigem lebenden Tiere keine Schwierigkeiten. Komplizierter ist die Ernährung von Ankylostoma, das ja zusammenhängende Gewebe frißt. Looß beobachtet folgendes: Der in die Mundkapsel gesogene Zapfen der Wirtsdarmschleimhaut entsendet einen Gewebsstrang, der den Ösophagus durchsetzend, bis in den Darm hinein zu verfolgen ist (Fig. 79). Die Elemente dieses Gewebes, das schon innerhalb des Wurmmundes in Zerfall begriffen ist, bilden meist den ausschließlichen Darminhalt des

[1]) Das dreieckige Lumen des Ösophagus ist stets so orientiert, daß eine der drei Ecken rein ventral liegt. Daher ist eine Drüse rein dorsal, die beiden anderen aber sind rechts und links von der ventralen Dreiecksecke gelegen. M. Rauther, Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23, 1907, S. 703, beschreibt bei freilebenden Nematoden noch ein weiteres Drüsensystem, das laterale, im Ösophagus (Oncholaimus, Enoplus u. a. Entspricht vielleicht der Kopfdrüse von Ankylostoma?)

Parasiten. Der erste Angriff erfolgt auf die Darmzotten, an deren Basis; der einen Zotte folgt der Nachbar, und ist das Schleimhautgewebe aufgezehrt, so kommt die Submucosa an die Reihe. Es erscheint Looß unzweifelhaft, daß bei dieser Nahrungsaufnahme die Ösophagusdrüsen eine große Rolle spielen. Das Sekret der dorsalen, am Mundrande mündenden Drüse, soll die Kittsubstanz lösen, welche die Gewebszellen des Wirtsdarms verbindet, während der Saft der „subventralen", in den Ösophagus mündenden Drüsen auf den Schleimhautzapfen einwirken soll, der sich bereits im Munde befindet, und daselbst, wie wir hörten, sich im Zustande der Auflösung befindet. Es wäre dies eine Art extraintestinaler Verdauung (oder doch Nahrungsaufnahme durch Verdauung im Vorderdarm), die zu erforschen um so interessanter wäre, als sie sich auf ein, gegen Darmfermente geschütztes Gewebe bezieht.

Die Funktion des Kopfdrüsensekrets ist unklar. Möglich, daß es sich irgendwie an der Zerstörung der Darmschleimhaut beteiligt. Jedenfalls gelangt der Saft in die, von den Zähnen geschlagene Wunde, und ihm sind vielleicht die schweren Vergiftungserscheinungen zuzuschreiben, die sich bei den Patienten feststellen lassen. Nach Lussana verursacht auch Injektion des Harns von Ankylostomiasis-Patienten, beim Kaninchen Anämie, und es gelang in Extrakten der Würmer eine hämolytische (Blutkörperchen lösende) Substanz nachzuweisen [1]). Es wäre aber auch an ein, die Blutgerinnung hemmendes Sekret zu denken. Loeb und Smith [2]) machen Angabe über ein solches, das sie in der vorderen Körperhälfte von A. caninum fanden, während sie ein Hämolysin vermißten. Das würde für eine größere Bedeutung der Blutnahrung bei diesem Parasiten der Hunde sprechen.

Nahrungsaufnahme durch die Haut. Von verschiedenen Seiten ist die Vermutung geäußert worden, daß Nematoden auch durch die Körperoberfläche Nahrung aufzunehmen vermöchten (z. B. von Leuckart [3]). Daß bei freilebenden Nematoden der Nordsee die Haut tatsächlich, in Wasser gelöste Farbstoffe aufzunehmen vermag, dürfte aus Rauthers [4]) Versuchen hervorgehen (Indigocarmin, Ammoniakcarmin S. 707). Im Zusammenhang hiermit muß der Angaben K. Toldts [5]) gedacht werden, der in der Cuticula des Integuments von Ascaris megalocephala komplizierte Kanalsysteme beschrieb, die er als Saftbahnen deutete. Sie könnten als Wege der Hautabsorption in Frage kommen, hätten nicht R. Goldschmidts [6]) Untersuchungen die Existenz dieser Kanäle sehr in Frage gestellt. Goldschmidt zeigt, daß es sich nicht um Kanäle, sondern um mechanisch wirkende Stützelemente (Fibrillen) handelt (A. lumbricoides, A. megalocephala). Diese Meinung scheint mir durch eine Arbeit H. Glaues [7]) keineswegs hinreichend

[1]) Außer Looß a. a. O. z. B. Alessandrini, Giul., Sulla patogenesi dell' anemia da Anchylostoma. Policlinico Vol. 11, 1904. Auch bei anderen darmbewohnenden Nematoden hat man wohl an die Existenz giftiger Sekrete geglaubt. Für Ascaris wird ihr Vorkommen neuerdings durch G. Guerrini in Abrede gestellt. (Arch. ital. Biol. T. 55, 1911, p. 283).

[2]) Loeb, L. und A. J. Smith, Zentralbl. Bakter. Parasitenk. Abt. 1, Orig., Bd. 37, 1904, S. 93.

[3]) Leuckart, Die menschlichen Parasiten und die von ihnen verursachten Krankheiten Bd. 2, 1886, S. 25.

[4]) Rauther, Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 23, 1907, S. 703.

[5]) Toldt, Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 11, 1899, S. 289.

[6]) Goldschmidt, Zool. Anz. Bd. 28, 1905, S. 259.

[7]) Glaue, Inaug.-Diss. phil. Fak. Marburg 1910 (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 95, H. 4).

entkräftet zu sein. Auch Martini[1]) schloß sich, für Oxyuris, Goldschmidts Auffassungsweise an. — Rauther findet die dem Seewasser zugesetzten Farbstoffe (Methylenblau), in feinsten Vakuolen der Hypodermiszellen, später auch in den Fettzellen der Leibeshöhle. Daß der Farbstoff nicht durch den Darm dorthin gelangt, beweisen positive Versuche der dargetanen Art, nach Abbindung von Mund und After.

5. Der Übergang vom Ösophagus zum Mitteldarm (Fig. 80).

„Das hintere Ende des Ösophagus ist immer durch eine Einschnürung verengert. Es teilt sich gewöhnlich in drei längliche abgerundete Zapfen, welche den Dreiecksseiten (den Muskelfeldern, deren zapfenförmige Verlängerungen sie sind) entsprechen" (A. Schneider). Auf Fig. 78 ist ein solcher Zapfen getroffen (rechts). Nach Ehlers (l. c. S. 18) weichen die drei „Klappenventile" beim Passieren von Nahrung aus dem Ösophagus in den Mitteldarm, auseinander, verhindern aber einen Rücktritt des Mitteldarminhaltes in den Ösophagus (Oxyuris). (Auch Looß, Monogr. Ankylostoma S. 83).

Fig. 80.

Enoplus sp. Querschnitt durch den vordersten Teil des Mitteldarms mit den in diesen eingestülpten 3 Ösophaguszapfen (nach Rauther).

Bei einigen Ascarisarten setzt sich der Ösophagus und sein Kanal noch ein Stück hinter der Ausmündung in den Darm, blindsackartig fort (z. B. A. spiculigera). Die Bedeutung dieses Cökums ist unbekannt.

C. Der Mitteldarm.

Der Mitteldarm der Nematoden ist äußerst einfach gebaut. Sehen wir davon ab, daß er etwa bei manchen Ascariden von der Einmündungsstelle des Ösophagus an, nach vorn zu, einen kleinen Blindsack treibt[2]), so dürfen wir uns allgemein den Mitteldarm der Nematoden, als einen einfachen geraden Schlauch, ohne drüsenförmige Anhänge vor-

[1]) Martini, E., Zool. Anz. Bd. 39, 1912. S. 49, er sprieht sich durchaus gegen die Annahme einer absorptiven Funktion durch die Haut aus, aueh bei Ascaris. K. Toldt (Zool. Anz. Bd. 30, 1912, S. 495), bestreitet übrigens, die Kanäle oder Fäden als Bahnen einer Hautabsorption angesehen zu haben. Jedenfalls sind seine Angaben über „Saftbahnen" in diesem Sinne aufgefaßt worden (siehe Martini).

[2]) Bei Ascaris spieuligera haben sowohl Ösophagus, als Mitteldarm soleh ein Cökum, und zwar in, einander entgegengesetzter Riehtung.

stellen, der einen großen Teil des Körpers durchzieht[1]). Der Lumenquerschnitt zeigt verschiedene Form, je nachdem die Geschlechtsorgane entwickelt sind und einen Druck auf den Darm ausüben.

Sehr bemerkenswert ist der histologische Bau des Mitteldarms bei manchen Arten, bei denen er nämlich nur aus einer oder wenigen Zellreihen besteht: So ist der Darm von Trichinella spiralis nichts, als solch eine einzige Zellreihe, von der A. Schneider nicht sagen kann, ob sie vom Darmlumen durchbohrt wird, oder ob sie, sich zusammenbiegend, das Darmlumen umfaßt, derart einen, mit Naht versehenen Schlauch darstellend. Bei Leptodera und Pelodera finden sich zwei Reihen von Zellen, die in eigenartiger Weise ineinanderpassen; das nämliche gilt für Strongylus, doch sind hier die Zellen vielkernig. Bei den meisten Arten (z. B. den Ascariden) ist das Darmepithel vielzellig.

1. Formen ohne funktionierenden Darm.

Unter den Formen, denen ein funktionierender Darm fehlt, wählen wir als Beispiel die Mermithiden. Sie schmarotzen, wie wir hörten, nur in der Jugend, im ausgewachsenen Zustande scheinen sie Nahrung überhaupt nicht mehr aufzunehmen; ihr Darm ist verkümmert, als Darm funktionsunfähig. Vor allem kommuniziert er weder vorn, noch hinten mit der Außenwelt. Ein Ösophagus ist (bei Mermis z. B. M. nigrescens, und albicans) zwar vorhanden, er mündet aber nicht in den Darm. Dieser ist zu einem soliden (lumenlosen) aus zwei Zellreihen bestehenden Strang umgebildet, dem „Fettkörper". Die Zellen aber sind mit den, im parasitären Jugendstadium aufgespeicherten Reserven dicht erfüllt[2]).

2. Die Verdauung im Mitteldarm.

Über die Fermente des Nematodenmitteldarms wissen wir sehr wenig. Daß eine Protease vorhanden ist, steht freilich durchaus fest. R. Kobert[3]) (S. 121) fand, daß „Extrakte aus lebend verarbeiteten Ascariden stark fibrinverdauend wirkten". Emil Abderhalden und Robert Heise[4]) wiederholten den Nachweis, und zwar für den Darm von Ascaris canis. (Abspaltung von Tyrosin aus dem Polypeptid, Glycyl-l-tyrosin, und aus Seidenpepton, womit zugleich die Trypsinähnlichkeit des Ferments dargetan ist. Pepsin vermag Polypeptide (gekuppelte Aminosäuren) nicht zu spalten.) Hieran dürfte der Nachweis saurer Reaktion auf Lackmus und Dahlia des Mitteldarms von Chromodora baltica und Axonolaimus spinosus nichts ändern[5]).

Diese Protease löst nun, wie Looß bei Ankylostoma beobachtete, die gefressenen Gewebselemente auf; die Kerne bleiben hierbei erhalten, während das Plasma der Zellen allmählich verdaut wird.

[1]) Oxyuris curvula ♀ von 40 mm Länge hat einen Ösophagus von 3,1 mm, einen Mitteldarm von 26,88 mm und einen Enddarm von 1,02 mm. Übrigens reicht beim ♀ der Darm nur bis zum Beginn des dünnen Körperabschnitts, des Schwanzes, bei ♂ aber bis zum Körperende.

[2]) Rauther, M., Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23, 1907 (1906 erschienen), S. 1.

[3]) Kobert, Arch. ges. Physiol. Bd. 99, 1903, S. 116.

[4]) Abderhalden und Heise, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 62, 1909, S. 136. Abderhalden, E. Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 74, 1911, S. 409. Abspaltung von Tyrosin aus Seidenpepton durch die (innere) Oberfläche des aufgeschlitzten Ascarisdarmes.

[5]) Schneider, G., Beiträge zur Kenntnis der im Ufersehlamm des finnischen Meerbusens freilebenden Nematoden. Acta Soc. Fauna, Flora Fenniea Vol. 27, 1906, Nr. 7 (nach Rauther). Bestätigt durch Rauther, Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 23, 1907, S. 703 (auf S. 711).

Der Nachweis einer Diastase (Amylase) gelang Kobert an Extrakten von Ascariden, die durch Hunger von Glykogen befreit worden waren: nach 24 Stunden vermochte sich die zugesetzte Stärke mit Jod nicht mehr zu bläuen und Zucker war nachzuweisen. Glykogenhaltige Extrakte lösen zwar ihr eigenes Glykogen auf, nicht aber Stärke.

Glykogenfreie Extrakte spalten auch Glykoside wie Amygdalin, Salicin, Phloridzin, Quercitrin etc.

D. Die Sekretion des Saftes. Bau der Darmzellen.

Die Nematoden gehören zu den wenigen bis jetzt bekannten Tiergruppen, bei denen im Mitteldarm nur einerlei Art Zellelemente bekannt ist (siehe z. B. die Insekten). Es sind (bei Ascaris megalocephala Fig. 81) „schlankzylindrische hohe Zellen von schematisch regelmäßiger Form, mit distalem Stäbchensaum" (K. C. Schneider, Lehrb. S. 327). Je nach Ernährungszustand lassen sich verschiedene Einschlüsse nachweisen. In diesen Zellen beobachtet van Gehuchten[1]) Vorgänge, die als Sekretion zu

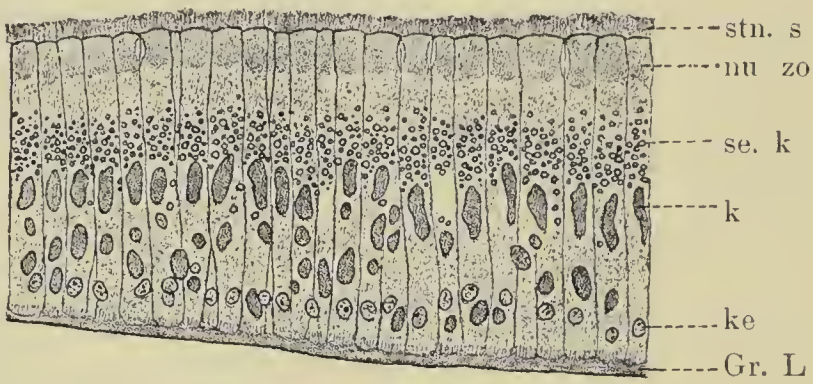


Fig. 81.

Ascaris megalocephala, Stück eines Darmquerschnittes. stn. s Stäbchensaum, nu. zo nutritorische Zone (?), se. k Sekretkörner (?) (siehe Text, Absorption), k Trophochondren (?) (Nahrungsballen = Glykogen?), ke Kern, Gr. L Grenzlamelle (nach K. C. Schneider).

deuten sind und sich mit manchem vergleichen lassen, was wir später bei Insekten (zum Teil auch durch v. Gehuchten) kennen lernen werden: Zwischen Zellfront und Stäbchensaum tritt eine helle Sekretblase auf, die sich mehr und mehr vergrößert, den Stäbchensaum abhebt und durchbricht, um schließlich durch Abschnüren ins Darmlumen zu gelangen[2]) (Fig. 82). In die „Leibeshöhle" eingeführtes Indigocarmin findet Rauther (Zool. Jahrb. Anat. Bd. 23, S. 710), abgesehen vom Ösophagusgewebe, im vordersten und gelegentlich auch im hintersten Abschnitte des Mitteldarms, zum Teil als Farbstoffgranula oder Tröpfchen in den Zellen, was auf sekretive (excretive) Tätigkeit besonders an diesen Stellen schließen läßt.

[1]) van Gehuchten, La Cellule T. 9, 1892. Siehe auch Guerrini, G., Di alcuni fatti di secrezione studiati nell' epithelio intestinale di Ascaris megalocephala. Arch. Parasitol. T. 14, 1910, p. 193.

[2]) Angaben über verschiedenerlei Zellen fehlen auch nicht gänzlich. So sagt A. Schneider (Monographie der Nematoden. Berlin, Reimer 1866): „Auffallend ist es, daß zwischen den dunkeln Zellen bei einzelnen Spezies helle sich vorfinden, z. B. bei Filaria papillosa und Trichina spiralis". E. Martini beobachtete im hinteren Teile des Mitteldarms von Oxyuris curvula, besondere, den Becherzellen vergleichbare Gebilde. Doch ist über die Bedeutung solcher andersartiger Zellformen gar nichts bekannt.

E. Die Absorption.

Es ist also sehr wahrscheinlich, daß die nämlichen Zellen auch der Absorption dienen. Die spärlichen Angaben über Absorption bei Nematoden beziehen sich stets auf den einen, charakterisierten Zelltypus. K. C. Schneider ist der Meinung, daß eine an der Zellfront gelegene homogene Plasmazone zur Resorption der Nährstoffe in Beziehung steht. Er nennt sie „nutritorische Zone" (Fig. 81 nu. zo, v. Gehuchtens „cône homogène"). Auf die absorptive Tätigkeit weisen gewisse Zelleinschlüsse des mittleren und basalen Zellbereichs hin. Es sind „dichte helle Granulationen, die oft zu großen länglichen Ballen verdichtet erscheinen, aber immer nur geringe Affinität zu Farbstoffen äußern" (K. C. Schneider). Schneider hält sie für „Trophochondren" (Assimilationsmaterial), „wie sie bei der Aufnahme der Nährsäfte sich entwickeln". (Fig. 81 k). Solche Körner sind auch von anderen Autoren beobachtet worden. A. Schneider beschreibt sie als dunkle Körner, die sich nicht in Äther lösen, daher kein Fett sind. v. Kemnitz[1]) glaubt, daß sie mit dem, von ihm beschriebenen Glykogen identisch sind.

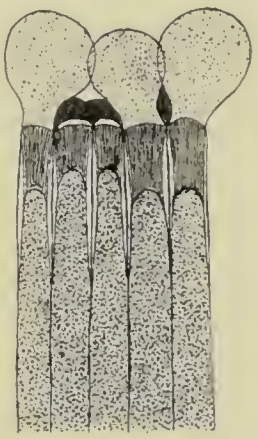


Fig. 82.
Darmepithelzelle von Ascavis im Zustande der Tätigkeit (nach van Gehuchten aus Biedermann).

Auch die in Fig. 81 als Sekretkörner (?) se. k bezeichneten Gebilde werden von Goldschmidt[2]) als Nahrungströpfchen angesehen. Nach v. Kemnitz könnte es sich aber auch um Zymogengranula handeln, berufen bei der Glykogenbildung (siehe unten) eine Rolle zu spielen.

Bei Arten, die (zuweilen) Wirbeltierblut aufnehmen, beobachtet man in manchen Zellen braunes bis schwarzes Pigment, das Looß (Monographie von Ankylostoma) als Derivat des gefressenen Blutes (Hämoglobins) betrachtet. Nach O. zur Straßen[3]) besitzen, bei der frei lebenden Anthraconema, die Darmzellen ein, durch Körnchen bedingtes, fast schwarzes Aussehen; der Autor führt auch dieses auf aufgenommenes Blut zurück. M. Rauther[4]) findet bei Urolaben (Enopliden) folgendes: „Bei mit Methylenblau oder Indigcarmin gefütterten Tieren sammelt sich der Farbstoff an gleichem Ort wie die braunen Körnchen an", eine Beobachtung, die gewiß zugunsten der Auffassung spricht, daß wir es bei jenen Granulationen mit absorbierter Substanz zu tun haben[5]).

F. Mitteldarmmuskulatur, Darmbewegung und Kot.

Die Angaben über Mitteldarmmuskulatur sind bei verschiedenen Formen recht widerspruchsvoll: Bei Ankylostoma entbehrt der größte Teil des Mitteldarms nach Looß (Monogr. S. 37, Handbuch d. Tropenkr.

[1]) v. Kemnitz, Arch. Zellforschung Bd. 7, 1912, S. 463.

[2]) Goldschmidt, Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 21, 1905, siehe auch Ehrlich, R., Arch. Zellforschung Bd. 3, 1909.

[3]) zur Straßen, Zool. Jahrb. Suppl. 7, Festschr. Weißmann, 1904 (nach Rauther).

[4]) Rauther, Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23, 1907, S. 703.

[5]) Auf Querschnitten des Darmes eines Nematoden (Ascaris canis), aus einer mit Eisen gefütterten Katze, waren alle Zellen mit Eisen (blauen Körnchen, Berlinerblaureaktion) erfüllt. (Das Präparat war von Herrn Professor Blochmann hergestellt worden. Hinterer Darmteil des Nematoden.)

1905, Bd. 1, S. 117) einer eigenen Muskulatur. Nur der Endteil des Mitteldarms besitzt eine solche, die ihn in Gestalt eines mehr oder weniger dichten Netzwerkes umgibt. A. Schneider (Monographie der Nematoden S. 197) fand solche Muskeln am Hinterende des Mitteldarms bei Strongylus armatus und Oxyuris curvula. „Sie verlaufen immer in der Längsrichtung, dabei teilen sie sich vielfach pinselförmig und bilden Anastomosen". Bei Oxyuren z. B. besitzt der Mitteldarm, nach neueren Untersuchungen, auf seiner ganzen Länge, ein Netzwerk überwiegend längs verlaufender Fasern (Martini)[1]. Die Wirkung solcher Muskeln kann beobachtet werden: „Das hintere Ende des Darmkanals kann sich, wie zuerst Eberth an Heterakis vesicularis und ich bei einer großen Zahl anderer Nematoden beobachtete, deutlich und kräftig kontrahieren" (A. Schneider). Tatsächlich vermögen die Würmer (Ankylostoma nach Looß) den Kot mit großer Kraft auszustoßen, wohl eine Wirkung, sowohl der Mittel- als auch der Enddarmmuskulatur.

G. Der Enddarm ist kurz und wird von einer Einstülpung der (äußeren) Cuticula ausgekleidet. Es sind an ihm Drüsen beschrieben worden, deren Drüsennatur jedoch zweifelhaft ist (Looß). Er mündet in größerer oder geringerer Entfernung vom Schwanz in der ventralen Mittellinie.

H. Weiteres Schicksal der Nahrung. Reserven.

1. Der Weg der Absorpta.

In die basale kutikuläre Grenzlamelle des Darmepithels können nach verschiedenen Autoren (siehe Goldschmidt l. c., v. Kemnitz l. c.) basale Fortsätze der Epithelzellen dringen, jene offenbar durchsetzend. (Siehe „lymphatische Zelldivertikel" der Capitelliden.) Es kann dabei zu einer rostartigen Durchbrechung der Grenzlamelle kommen. Durch die Fortsätze des Epithels gelangen die Absorpta offenbar in das „Füllgewebe" („Isolationsgewebe" Goldschmidts) von wo sie den einzelnen Organen zugeführt werden können. v. Kemnitz fand in diesem Gewebe stets reduzierenden Zucker. Über die Bedeutung der „Leibeshöhle" für die Verteilung der Nahrung ist mir nur dasjenige bekannt, was wir sogleich über die Aufnahme von Fett und Farbstoffen durch die „Fettzellen" aus dem „Blute" erfahren werden.

2. Die Reservestoffe.

Die Parasiten besitzen in hohem Maße die Fähigkeit, Reservestoffe in ihren Geweben aufzuspeichern. In erster Linie kommen, wie bei Wirbellosen allgemein, die Darmzellen als Reservestoffbehälter in Betracht. Dies wurde festgestellt für Lebensstadien, die keinerlei Nahrung aufnehmen. So Ankylostomalarven, wenn sie den Kot verlassen haben, und in Wasser oder feuchter Erde auf den definitiven Wirt warten. Sie zehren dann von glänzenden Körnchen, die Looß in den Darmzellen sah und die nach längerem Hungern schwinden (Durchsichtigwerden des Darmes). Der zum „Fettkörper" umgewandelte Darm von Mermis dient

[1]) Jerke und Ehlers beschreiben bei Oxyuris curvula etc. auch eine Ringfaserschicht; nach Ehlers würde die Längsmuskulatur sich nicht auf den hinteren Teil des Mitteldarms beschränken, sondern nur an Stärke zunehmen. Nach Martini ist, wie gesagt, der Oxyurendarm tatsächlich auf seiner ganzen Länge mit longitudinalem Muskelnetz versehen (Zool. Anz. Bd. 39, 1912, S. 49).

überhaupt nur mehr dazu, in seinen umfangreichen, das ursprüngliche Lumen verdrängenden Zellen, Reserven zu speichern, Reserven freilich unbekannter Art [1]).

Die Hauptrolle unter den Reservestoffen dürfte Glykogen spielen, das sich bei den Parasiten in auffallenden Mengen findet [2]). Die Trockensubstanz der untersuchten Ascariden bestand zu einem Drittel aus Glykogen [3]). Es spielt eine hervorragende Rolle in dem, durch Mangel an Sauerstoff im umgebenden Medium, eigentümlich gestalteten Stoffwechsel unserer Nematoden. Sie spalten durch einen gärungsartigen Vorgang Kohlehydrate (Glykogen) zu Kohlensäure und Valeriansäure (oder auch zu benachbarten Fettsäuren), sich, die zum Leben notwendige Energie derart ohne Sauerstoff verschaffend. Wir kommen im Abschnitt über Stoffwechsel auf diese Fragen zurück [3]). Neben Glykogen kommt auch Fett als Reserve in Betracht.

3. Die Lokalisation der Reservestoffe.

a) Glykogen. Das Glykogen wurde von Busch [4]) und neuerdings von v. Kemnitz (l. c.) zunächst in den Zellen des Mitteldarmes gefunden. (v. Kemnitz hauptsächlich bei Ascaris lumbricoides, aber auch bei A. megalocephala. Die von K. C. Schneider als Trophochondren bezeichneten Körner sind wahrscheinlich Glykogen; Fig. 81 k.) Bei genährten Tieren (zumal nach Fütterung von Dextrose) sind die Glykogenmengen, die sich in den Darmzellen bilden sehr beträchtlich. v. Kemnitz schreibt, wie angedeutet, unseren „Sekretkörnern" (Fig. 81 se. k) die Bedeutung zu, ein Ferment zu liefern, das intrazellulär aus Glukose, Glykogen herstellt, und zwar stets dann, wenn frisch absorbierte Glukose vorhanden ist. Im Hunger schwindet das Glykogen aus dem Darm schon nach einem Tage. (In anderen Organen langsamer.)

Auch in vielen anderen Organen konnte der Reservestoff nachgewiesen werden: in Ösophagus, Muskeln („Markbeutel" auch nach Busch [4])) Subcuticula etc.

b) Fett. Im Mitteldarm fand sich Fett nur in einigen wenigen Zellen (Ascaris lumbricoides). In größeren Mengen fand es sich in Seiten-, Rücken- und Bauchlinien. Als Hauptstapelplatz des Fettes aber ist die Subcuticula anzusehen (v. Kemnitz).

Es sind in der Leibeshöhle mancher Nematoden besondere „Fettzellen" verschiedener Gestalt und Anordnung beschrieben worden (z. B. bei freilebenden Nematoden, wie Oncholaimus, Cylicolaimus, Enoplus, aber auch bei Parasiten, wie Mermis). Diese Zellen scheinen, mit besonderem Absorptionsvermögen begabt, das Fett oder die Stoffe, aus denen sie Fett bilden können, aus dem Blute aufzunehmen. Ein solches Absorptionsvermögen wurde von Schimkewitsch [5])

[1]) Rauther, M., Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23, 1907, S. 1 (auf S. 12. Um Fett handelt es sich nicht.)

[2]) Weinland, E., Zeitschr. Biol. Bd. 41, 1901, S. 69.

[3]) Weinland, E., Über Kohlehydratzersetzung ohne O-Aufnahme bei Ascaris, einen tierischen Gärungsprozeß. Zeitschr. Biol. Bd. 42, 1902, S. 55. Bd. 45, 1904, S. 113.

[4]) Busch, P. W. C., Sur la localisation du glycogène chez quelques parasites intestinaux. Arch. intern. Physiol. Vol. 3, 1905, p. 49.

[5]) Schimkewitsch, Biol. Zentralbl. Bd. 19, 1899, S. 407; Schimkewitsch schreibt übrigens diesen Zellen „blutreinigende Funktion" zu.

und Rauther[1]), u. a. bei den genannten Gattungen nachgewiesen: Jene Zellen nehmen Methylenblau aus dem Blut in weitgehendem Maße auf.

II. Die Anneliden (Ringelwürmer).

Wir werden uns mit drei Gruppen der Ringelwürmer zu beschäftigen haben, die — natürlichen Ordnungen entsprechend — physiologisch so große Unterschiede voneinander aufweisen, daß es nicht angeht, sie zusammen zu behandeln. Wir beschäftigen uns mit Oligochäten (vornehmlich den Regenwürmern), Polychäten und Hirudineen (vornehmlich Hirudo).

1. Die Oligochäten, insbesondere die Regenwürmer.

(Unterordnung Terricolae).

A. Die Lebensweise.

a. Erde als Nahrung.

Die eigentlichen Regenwürmer leben in der Erde (Terricolae). Sie bohren Gänge (Röhren), indem sie sich durch die Erde durchfressen, d. h. sie treiben während des Bohrens eine Erdsäule durch ihren Darm. Der Vorgang dient, beim Bohren, die Erde zu beseitigen, die sich im Wege befindet, und zugleich dem Wurm mindestens einen Teil seiner Nahrung zuzuführen. Daß diese letztere Behauptung zu Recht besteht, hat Darwin[2]) gezeigt (S. 57 und 61): Die Tiere bohren, d. h. sie fressen Erde, auch dann, wenn sie keinerlei Veranlassung oder Gelegenheit haben die Tiefe aufzusuchen z. B. wenn eine Schicht Ackererde von 5 englischen Zoll auf tonigem Boden ruht. Die Würmer bleiben in der dünnen Schicht Ackererde und fressen diese, aber auch nur diese, wie die Kotfarbe zeigt. Das Durchwühlen kann hier nur die Bedeutung der Ernährung haben. Von der Gattung Perichäta ist überhaupt nicht bekannt, daß die Tiere je eine andere Nahrung aufnehmen, als Erde. Das nämliche gilt für andere Regenwürmer, denen lediglich Erde zugänglich ist, etwa solche, die in Kellern, unter Steinpflaster leben. Erde enthält eben — neben Verwesungsprodukten von Pflanzenteilen auch „Eier, Larven und kleine lebendige oder tote Geschöpfe, ebenso Sporen kryptogamer Pflanzen und Mikrokokken ..." (Darwin).

b. Das Einziehen von Blättern.

Als wichtigste Nahrung, neben Erde, sind abgefallene Blätter zu nennen, welche die Würmer nachts in ihre Röhren hineinziehen. Untersucht man am anderen Morgen, die in den Röhren steckenden, teilweise noch aus ihnen hervorragenden Blätter, so findet man, daß sich meistens das spitzeste Ende des Blattes in der Röhre befindet. Da es aber natur-

[1]) Rauther, Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23, 1907, S. 703. Fettzellen von Mermis, ibid. (1906), S. 6 (auf S. 15). Der zum „Fettkörper" umgewandelte Darm enthält, wie wir sahen, kein Fett, dieses findet sich in Zellen, die mit fadenförmigen Fortsätzen an der Leibeswand befestigt, frei in die Leibeshöhle ragen (siehe auch Türk, F., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 16, 1903).

[2]) Darwin, Charles (The Formation of Vegetable Mould through the Aetion of Worms. London 1881). Die Bildung der Ackererde durch die Tätigkeit der Würmer. Ges. Werke, übersetzt von J. V. Carus, Bd. 14 a. Stuttgart, Schweizerbart, 1882.

gemäß am zweckmäßigsten ist, ein Blatt mit seinem spitzesten Ende voran, in eine enge Öffnung zu ziehen, so hat man geglaubt, die Würmer handelten hierbei tatsächlich auf zweckmäßige Weise. Möglich daß der Stiel mancher Blätter (die an der Spitze schmäler sind als an der Basis) eine Substanz enthält, welche die Regenwürmer irgendwie hindert, das Blatt an dieser Stelle zu fassen (Hanel[1]) am Lindenblatt). Für Holunderblätter (Sambucus nigra) überzeugte ich mich, daß die Würmer wahllos an der erstbesten Stelle das Blatt ergreifen, ziehen, und wenn das Einziehen ihnen nicht gelingt, loslassen, wieder versuchen, bis sich der Erfolg einstellt; das ist aber meist dann, wenn sie zufällig die schmale Spitze erfaßt haben[2]). (Siehe Bd. 3.)

c. Andere Nahrung.

Im übrigen ist der Regenwurm nicht wählerisch. Er frißt, wessen er sich bemächtigen kann. Man hat nicht nur andere Pflanzenteile, sondern auch Brot, Stärke, Fett, ja Fleisch mit Erfolg verfüttert (Darwin, S. 207, Vaillant[3])). Nach Erfahrung dieser, wie anderer Autoren werden übrigens, trotz dieser geringen Wählerischkeit, manche Substanzen anderen vorgezogen. Daß man Regenwürmer auch zur Aufnahme von Fließpapier, Kaffeesatz u. a. m. bringen kann, ist allgemein bekannt.

d. Den größten Teil ihres Lebens halten sich die Würmer in ihren Röhren auf. Bei Trockenheit oder Kälte bohren sie sich tiefer ein. K. Bretscher[4]) fand im Winter Lumbriciden in einer Tiefe von 65 cm und tiefer. Zu einer Reihe von Verrichtungen kommen sie an die Oberfläche, sei es um ihre Röhre zeitweilig vollkommen zu verlassen (Paarung etc.), sei es um den Kopf hinreichend hervorzustrecken, um abgefallenes Laub zu ergreifen und als Nahrung in die Röhre zu ziehen, sei es endlich, um Kot abzusetzen. Zu letzterem Zwecke können sie sich im Inneren ihrer Röhre umdrehen, und mit dem Hinterende über der Rohrmündung erscheinen[5]).

B. Mund, Lippen und Pharynx. Die Nahrungsaufnahme.

Am Mundeingang finden wir eine lange schmale Oberlippe (Fig. 83 a) und eine kurze breitere Unterlippe (das erste, allerdings nicht zu einem vollen Ring geschlossene Segment, das Mundsegment, Fig. 83 b).

Der Mund reicht etwa bis zum dritten Segment, als relativ geräumige Höhle. Ihre Muskulatur erstreckt sich im wesentlichen von

[1]) Hanel, E., Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 4, 1904, S. 244.

[2]) Jordan, H., Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol. 1912.

[3]) Vaillant, Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce etc. T. 3. p. 1, 1889.

[4]) Bretscher, Biol. Zentralbl. Bd. 21, 1901, S. 538.

[5]) Durch die im Obigen angedeutete Lebensweise spielen die Würmer nach Darwin und V. Hensen (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 28, 1877, S. 354) keine unbedeutende Rolle bei der Bildung von Humus: Ihr Kot, ein Verdauungsprodukt von welkem Laub etc., ist reich an Stickstoff und enthält diesen in einer, den Pflanzen leicht zugänglichen Form, durch Verdauung „aufgeschlossen". Es soll durch diese Verdauung eine Aufschließung erreicht werden, wie sie durch die Verwesung von Blättern erst innerhalb zweier Jahre erwirkt wird. Und dieser Kot wird, in reichlichen Mengen, an der Erdoberfläche abgegeben. Hensen brachte zwei Würmer in ein mit Sand gefülltes Glas. Auf dem Sande befand sich eine Schicht abgefallener Blätter. Nach 1½ Monaten war eine Lage Humus (Kot) von 1 cm gebildet. Die Röhren selbst lockern den Boden auf und bieten der Pflanzenwurzel einen Weg, in dem sie keinen Widerstand, wohl aber Nahrung findet. (Nach Hensen befindet sich auch in den Röhren Kot.)

ihrer eigenen, zur Leibeswand; sie ist berufen, die Mundhöhle zu erweitern.

Es folgt der Pharynx (Fig. 84 S), eine etwa tonnenförmige Muskelmasse, die ventral vom kutikularisierten Lumen durchbohrt wird. Abgesehen von seiner eigenen, in den 3 Hauptrichtungen verlaufenden Muskulatur, entspringen vom Schlundkopfe zahlreiche Muskelbündel, welche die Leibeshöhle durchsetzend, sich an der Leibeswand (Hautmuskelschlauch) befestigen. Der Pharynx reicht bis ins 6. Segment. Die Anwesenheit von Speicheldrüsen in dieser Gegend des Darmtrakts wird von verschiedener Seite behauptet[1]).

Das Ergreifen der Nahrung.

Die Bedeutung der Lippen ist strittig. Die meisten Autoren geben an, daß mit ihrer Hilfe die Blätter ergriffen werden. Pontallié[2]) hingegen erklärt die Oberlippe (den „Kopfzapfen") lediglich für ein Tastorgan; zum Ergreifen der Blätter diene nur der Pharynx. Um mir ein Urteil über diese Fragen zu bilden, habe ich selbst einige Beobachtungen angestellt. Der Pharynx ist in der Tat das eigentliche Organ, mit welchem die Würmer die Blätter ergreifen. Ein Packen durch die Lippen habe ich in zahlreichen Fällen nie gesehen, halte ein solches auch für sehr unwahrscheinlich: die Lippen sind wohl viel zu klein dazu. Beim Ergreifen dürfte der Pharynx stets als Saugorgan dienen: Durch Kontraktion der Ringmuskeln, der etwas hinter dem Kopfe liegenden Segmente, entsteht eine knopfartige Auftreibung des Vorderendes, derart, daß der Mund sich nunmehr in der Mitte einer Art von Saugnapf befindet, der sich platt an die Blattspreite anlegt. Man sieht, daß dann im Mund negativer Druck entsteht, denn nicht selten zieht dieser das Blatt leicht trichterförmig in die Mundhöhle hinein. Die Auftreibung des Kopfteils hat doppelte Bedeutung: sie macht die nach vorn vorgewölbte Körperwand, wie gesagt, zu einer Saugscheibe, wozu die Lippen (wenigstens beim Ansaugen an eine Fläche) nicht imstande sind, und zweitens ermöglicht diese Erweiterung den Muskeln, die von der (aufgetriebenen) Körperwand zum Pharynx gehen, diesen ausgiebig auseinanderzuziehen[3]).

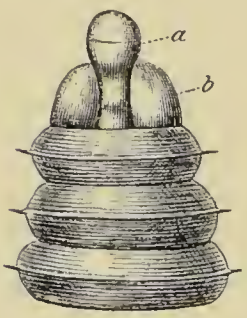


Fig. 83.

Vorderende des gemeinen Regenwurms Lumbricus terrestris von oben; vergrößert. a Kopfzapfen („Oberlippe"), b Mundsegment (aus Leunis-Ludwig).

Ob wie Pontallié und Vaillant meinen, bei diesem Ergreifen der Nahrung gelegentlich auch ein Vorstoß des ganzen Pharynx erfolgen kann, vermag ich nicht anzugeben. Claparède (l. c. S. 601) hält solches Vorstoßen nicht, Darwin in beschränktem Maße für möglich. Pontallié behauptet, daß Lumbricus terrestris Blattstiele mit dem vorgestoßenen Pharynx erfaßt. Ich habe nie etwas Ähnliches gesehen.

Bei den Polychäten werden wir eine derartige Vorstoßbarkeit des Pharynx kennen lernen. Wir wollen hier als Beispiel Arenicola marina nehmen, die ganz ähnlich, wie der Regenwurm im Boden (Meer-

[1]) Anatomisches (auch bezüglich der folgenden Darmteile) nach Claparède, E., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 19, 1869, S. 563; Vaillant, L., l. c.; de Ribaucourt, E., Bull. sc. France Belgique T. 35, 1901, p. 211.

[2]) Pontallié, Ann. Sc. nat. Zool. (3) T. 19, 1853, p. 18.

[3]) Jordan, Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol. 1912.

sand) bohrt, den Sand hierbei verschluckend. Der Pharynx wird in der Tat vorgestoßen und in den Sand gedrückt, wobei er sich mit Sand füllt, um voll zurückgezogen zu werden. Dann folgt ein zweiter Vorstoß etc. Mittlerweile wird der Körper durch die Einbohrbewegungen, die wir späterhin (Bd. 3) z. B. für den Regenwurm kennen lernen werden, in das vom Pharynx gebohrte Loch geschoben [1]).

Das Verzehren von Blättern. Die Blätter werden , wie wiederholt gesagt, in die Röhren gezogen; teilweise ragen sie hierbei über die Röhren heraus, deren Eingang maskierend, teilweise stecken sie in ihnen. Zieht man sie nach hinreichendem Verweilen in den Röhren heraus, so findet man sie völlig skelettiert, das Parenchym ist verschwunden (Darwin, Pontallié). Durch die Saugbewegungen des Pharynx — Retraktion und Lumenerweiterung — dürfte (nach Darwin) das Blattgewebe in das Innere des Verdauungskanals gezogen werden.

Dieses Absaugen des Blattgewebes von den Blattrippen wird nach Darwin durch eine Art Außenverdauung unterstützt, durch welche die Blätter hinreichend erweicht werden. Darwin teilt eine Reihe von Beobachtungen mit, auf die wir im einzelnen nicht eingehen wollen, die aber dafür sprechen, daß der Regenwurm auf die Blätter einen alkalischen Saft speit, der das Gewebe welker Blätter zu erweichen vermag, ohne es jedoch zu verdauen [2]), obwohl, wie Darwin zu beweisen sucht, der Saft eine tryptische Protease und eine Amylase enthält. Nach alledem scheint es, als käme es nur auf die anfeuchtende Wirkung des Saftes an, als sei die von Darwin beobachtete Fermentwirkung bei diesem Prozeß für den Wurm nutzlos, eine Nebenerscheinung, dadurch bedingt, daß ihm zu jenem Anfeuchten nur der, vielleicht aus dem Mitteldarm stammende, verdauende Saft zur Verfügung steht.

Die soeben geäußerte Meinung, daß der Saft dem Mitteldarmepithel entstamme, kann aber noch keineswegs als bewiesen gelten. Wir hörten, daß (am Pharynx, an der Peripherie seiner Muskelmasse und am Ösophagus) Drüsenzellen beschrieben worden sind (Claparède, Victor Willem und Achille Minne [3]) u. a.). Man hat im Vorderdarm Sekrete, oft schleimiger Natur gesehen (Krukenberg, Kükenthal), die man als Produkt dieser Drüsen aufzufassen geneigt ist, obwohl der Nachweis der Ausführgänge dieser Drüsen bis jetzt nicht gelungen ist. Willem und Minne fanden nun entgegen L. Fredericq [4]) (und Krukenberg) in Extrakten aus Pharynx und Ösophagus einen Saft von trypsinartiger Wirkung [5]). Rätselhaft bleibt auf alle Fälle, daß die beiden Autoren eine Amylase in ihren Extrakten vermißten, welche nach Darwin in dem ausgespieenen Safte deutlich vorhanden sein soll.

C. Der Ösophagus mit seinen Organen.

Die Speiseröhre (Fig. 84, Ö), die sich an den Pharynx anschließt, erstreckt sich vom 6. bis ins 13. Segment, als seitlich zusammengedrücktes,

[1]) Gamble, F. W. und H. J. Ashworth, Quart. Journ. micr. Sc., N. S. Vol. 41, p. 1 (S.-A.), obige Angabe S. 4.

[2]) Frische Blätter werden nur „aus Gewohnheit", jedoch nutzlos auf diese Art angespieen.

[3]) Willem und Minne, Livre jubilaire Charles van Bambeke, Bruxelles 1899, p. 201.

[4]) Fredericq, Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391.

[5]) Ich habe die verschiedenen Teile des Regenwurmvorderdarms nach gründlicher Reinigung (Willem und Minne begnügen sich mit einer Waschung „par un jet d'eau") stets mit negativem Erfolg auf Fermente untersucht. Sorgfältige Nachprüfung mit großem Materiale wäre sehr am Platze.

gleich dem Mitteldarm mit Ring- und Längsmuskelschicht versehenes Rohr. Im hinteren Teile ihres Verlaufes weist sie jederseits 3 Ver-

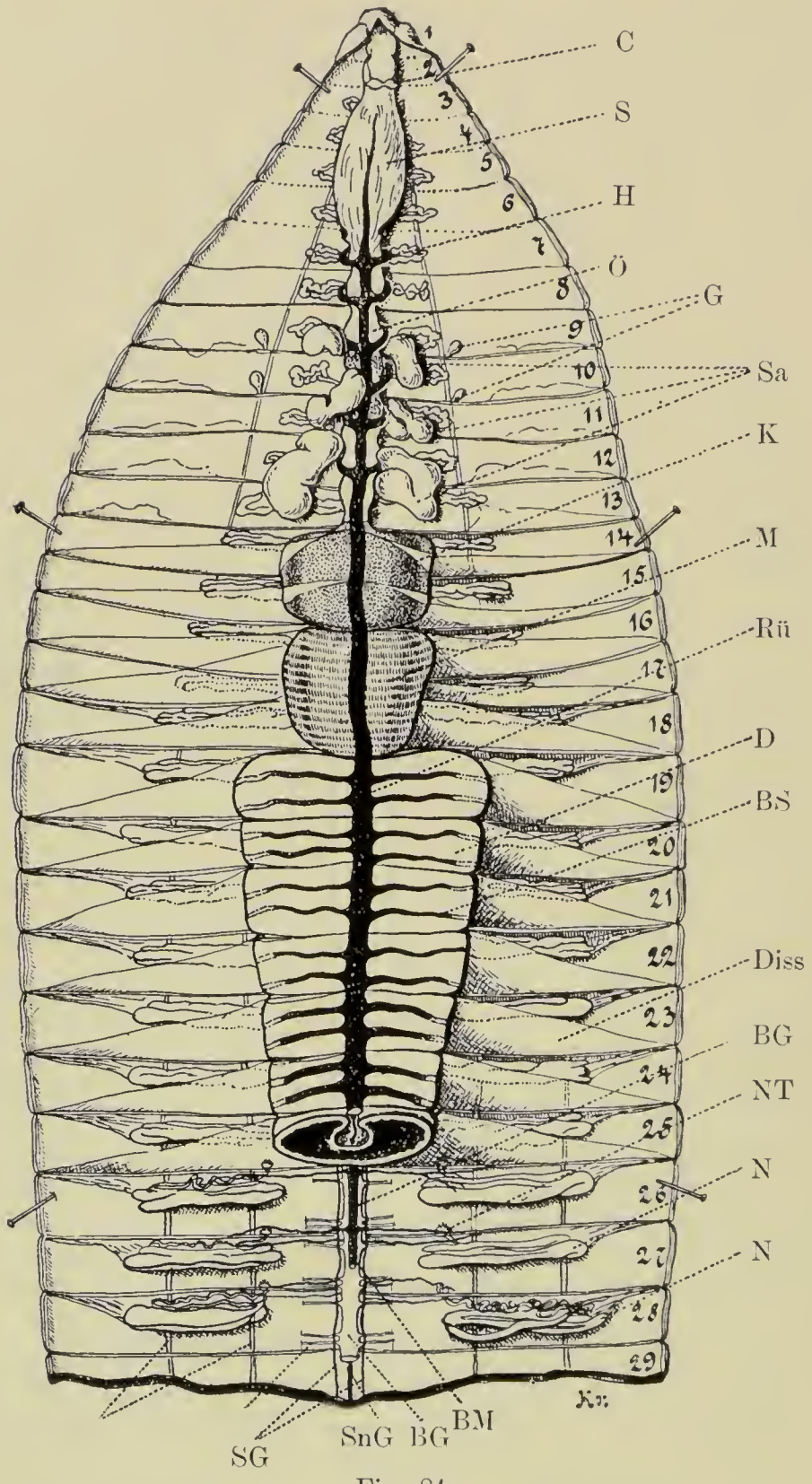


Fig. 84.

Anatomie von Lumbricus herculeus. C Cerebralganglion, S Schlund, H erste kontraktile Schlinge (Herz), Ö Ösophagus, R Receptacula seminis, Sa Samenblasen, K Kropf, M Muskelmagen, Rü Rückengefäß, D Darm, BS Blutgefäßschlingen, Diss Dissepiment, BG Bauchgefäß, NT Nierentrichter, N Nephridium, SG Seitengefäße des Bauchmarks, BM Bauchmark, Sn G Subneuralgefäß (nach Kükenthal).

dickungen ihrer Wand auf, welche auf die Ausbildung eigenartiger Drüsen und ihrer Ausführungsorgane zurückzuführen sind.

Die Kalkdrüsen (Morren'sche Drüsen).

Die in Frage stehenden Gebilde nehmen vier Segmente in Anspruch. Die Segmente 10—12 enthalten die drei deutlichen, paarigen Seitenwülste am Ösophagus; aber auch innerhalb des Segments 13 sind in der Ösophaguswand noch Teile der Drüse nachzuweisen (Harrington[1]). Nach Harrington haben nur die, in Segment 11 und 12 befindlichen Teile des Organs, drüsige Funktion, die beiden anderen Teile (vorn und hinten) dienen nur der Ausfuhr, doch scheinen mir darüber die Meinungen geteilt zu sein (Fig. 85).

Die eigentlichen „Drüsen" bestehen aus zahlreichen platten, breiten Taschen, die wie die Schaufeln eines Schaufelrades auf dessen Achse,

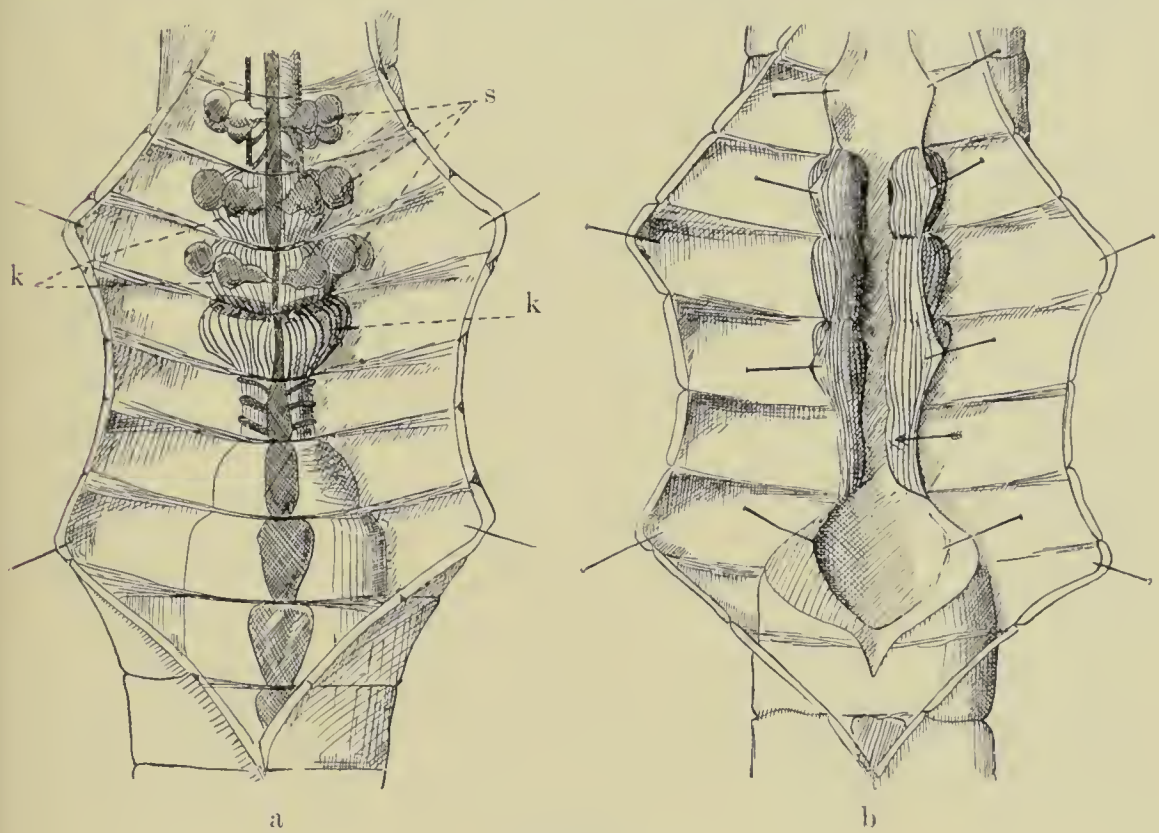


Fig. 85.

Lumbricus. a Ösophagus mit den „Kalkdrüsen" (k) und den Samenblasen (s), b Ösophagus aufgeschnitten, um zu zeigen, daß die Kalkdrüsen nur Verdickungen der Wand darstellen (nach Combault aus Biedermann).

auf dem eigentlichen Ösophagus angebracht sind[2]), und zwar innerhalb eines zwischen Ösophagusepithel und seiner Muskularis (m) eingeschalteten Blutraumes (Fig. 86).

Der große Blutraum kann aus 3 Teilen bestehend gedacht werden: 1. aus einem Kranz von Blutsinus um das (von den Drüsen völlig abgeschlossene) Ösophagusepithel (längsverlaufende Röhren), 2. aus einem großen Blutsinus zwischen Muscularis oesophagi und dem System radiärer Drüsentaschen. Beide Sinusarten stehen 3. durch ein Spaltsystem miteinander in Verbindung, welches zwischen je zwei Drüsentaschen hindurch führt (Fig. 86).

[1]) Harrington, Journ. Morphol. Boston T. 15, Suppl. 1900, p. 105.

[2]) Wie beim Schaufelrad verläuft auch hier die größte Breite der platten Taschen in der Richtung der (Darm-) Längsachse.

Das „Drüsenepithel“ ist keineswegs als epitheliale Ausstülpung des Vorderdarms zu betrachten, sondern nach André Combault[1]) mesodermaler Abkunft, quasi nichts anderes, als die Wandung der Blutsinus, daher eher als Endothel aufzufassen. Von einer Drüse sensu stricto kann daher keine Rede sein. Die Wandungszellen (der Taschen) aber scheiden aus dem lebhaft zirkulierenden Blut[2]) der Sinus in das Innere der Tasche Krystalle ab, welche durch Muskelbewegungen nach vorn, in den ausführenden Teil dieses eigentümlichen Organes gelangen (Combault)[3]). Hier, im 10. Segment, münden alle Taschen in ein Divertikel (Morren'sches Divertikel), das durch eine feine Öffnung mit dem Ösophagus in Verbindung steht (Fig. 68 B). Nach Harrington soll auch der vierte Abschnitt des Organs (Segment 13) der Ausfuhr dienen.

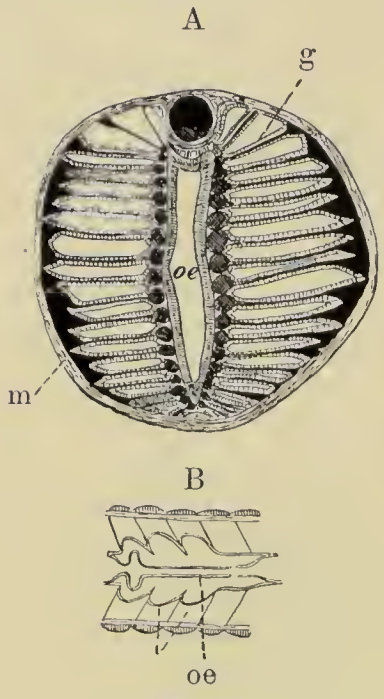


Fig. 86.

Helodrilus trapezoides. A Querschnitt durch eine Morren'sche Drüse. Man sieht das spaltförmige, vom Epithel umschlossene Lumen des Ösophagus (oe). Zwischen Epithel und Muskelschicht (m) befindet sich der von Lamellen durchzogene Hohlraum, der durch diese in einzelne Spalträume zerlegt wird, welche Kalk enthalten. Man erkennt die inneren längsverlaufenden, im Querschnitt runden (schwarzen) Blutsinus die mit den äußeren (unter der Muskelschicht), durch Querbrücken verbunden sind. B Schematischer Längsschnitt durch das Vorderende des Tieres in der Gegend der Morrenschen „Drüsen“, man sieht die Kommunikationsöffnungen des ausgebuchteten Hohlraumes mit dem Lumen des Ösophagus (oe) (nach Combault aus Biedermann).

Das Sekret dieser drüsenartigen Organe ist eine milchige Flüssigkeit, die sich unter dem Mikroskop als eine Suspension feiner Krystalle verrät. Die Krystalle scheinen auf dem Wege nach der Mündung des Organs noch zu wachsen; im Morren'schen Divertikel sowie im ganzen Darm finden wir Krystalle bis zu 1½ mm Durchmesser (Claparède l. c. S. 603). Die Krystalle entstehen in den Zellen. Unter Zugrundegehen von Kern und distalem Plasma der Zellen, gelangen sie in den Raum der platten breiten Taschen.

Die Krystalle bestehen, wie Darwin (l. c. S. 25) zeigte, aus kohlensaurem Kalk (Lösung in Essigsäure unter Aufbrausen, Fällbarkeit aus dieser Lösung durch oxalsaures Ammoniak).

Die physiologische Bedeutung dieser eigenartigen Sekretion ist nicht völlig geklärt, es liegen verschiedenerlei Annahmen, mehr oder weniger begründeter Natur vor. Wir wollen nur die wichtigsten nennen: 1. Die Kalkmassen sind als Exkret aufzufassen (Claparède l. c., Darwin l. c. S. 27). Darwin glaubte, daß sie berufen seien, die großen Mengen Kalk, die in abgefallenen Blättern tatsächlich enthalten sind (Akazienblatt 72 % Kalk in der Asche), und die daher von dem Regenwurmorganismus aufgenommen werden, wieder auszuscheiden. Es ist nicht wahrscheinlich, daß diese Ansicht zu Recht besteht. Harrington nämlich zeigte, daß bei Verfütterung von kohlensaurem Kalk, die Kalkabscheidung in den Drüsen abnimmt. 2. Harrington selbst unterstützt denn auch eine zweite Annahme Darwins, daß der Kalk dazu da sei,

[1]) Combault, C. R. Soc. Biol. Paris T. 62, 1907, p. 570.
[2]) Ibid. p. 854.
[3]) Ibid p. 630.

bei der Verdauung eine Rolle zu spielen. Bei der Verwesung pflanzlicher Stoffe bilden sich eine Reihe organischer Säuren, die man unter dem Namen Humussäuren zusammenzufassen pflegt. Sie zu neutralisieren — meinte schon Darwin — sei vielleicht die Kalksekretion bestimmt. In der Tat zeigte Ch. Robinet[1]), daß kohlensaurer Kalk solche Humussäuren zu neutralisieren imstande sei, und Harrington glaubte nachweisen zu können, daß — wie wir sahen — kalkreiche Nahrung die Sekretion vermindere, angesäuerte Nahrung sie aber steigere. Er schloß daraus, daß einmal die Sekretion wirklich der Neutralisation der Nahrung diene, dann aber, daß eine bestimmte quantitative Beziehung herrsche zwischen der abgeschiedenen Kalkmenge und der, von ihr zu leistenden Aufgabe, ein Regulationsvermögen, wie es der Art für solch niedere Tiere noch nicht bekannt war[2]). Die Neutralisation mag dazu dienen, die tryptische Protease wirksam zu erhalten.

3. In neuerer Zeit hat nun André Combault[3]) die Meinung experimentell zu begründen gesucht, daß die Kalkdrüsen eine Art innerer Kieme seien, berufen die Kohlensäure des Blutes, an Kalk gebunden, also in fester Form, auszuscheiden, in einer Form, welche verhindert, daß die Wurmröhren mit Kohlensäure überschwemmt werden. Daß es auf die Kohlensäureausscheidung und nicht auf diejenige des Kalks ankommt, zeigt Combault: Bei Eisenia foetida aus Dünger erscheint die Kohlensäure großenteils an Ammoniak gebunden, weil dieses Alkali im Dünger eben vorherrscht; hält man Eisenia in Humus, und den Humusbewohner Helodrilus (der kohlensauren Kalk ausscheidet) in Mist, so dreht sich das Verhältnis um: Man findet nach einigen Tagen viel kohlensaures Ammoniak bei Helodrilus, bei Eisenia aber ist dieses fast völlig verschwunden. Ein Beweis gegen die Bedeutung dieser Salze bei der Verdauung (vielleicht neben einer Atmungsfunktion) ist das freilich nicht. —

Kropf und Muskelmagen. Im 14. Segment erweitert sich der Ösophagus zum sog. Kropf (Fig. 84, K), an den sich (16.—18. Segment) eine weitere sackartige Auftreibung anschließt, der „Muskelmagen" (M). Ob dem Kropf irgend eine besondere Funktion zukommt, läßt sich nicht sagen. Der Muskelmagen hingegen dürfte mit seiner bedeutend verdickten Muskulatur (vornehmlich der zirkulären), ferner mit seiner dicken Cuticula recht wohl imstande sein, die Nahrung zu zerkleinern. Kleine Steinchen sind, ihn zu unterstützen, in der Nahrung stets vorhanden.

D. Der Mitteldarm und seine Fermente.

Hinter dem 18. Segment beginnt der Mitteldarm (Fig. 84 D), der in gerader Richtung die Leibeshöhle durchzieht. Er besteht aus Epithelschicht, Blutgefäßen, Ring- und Längsmuskeln. Zu äußerst befindet sich eine Schicht grünlicher Zellen, der sog. Chloragogenzellen; sie gehören dem

[1]) Robinet, C. R. Acad. Sc. Paris T. 97, 1883, p. 192.

[2]) Die Anpassung vollzieht sich jedoch nur langsam, innerhalb 8 Tagen. Dagegen bedingte schon die Art der Neutralisierung durch Kristalle eine Art primitiver Regulation, da sich nur so viel Kalk wird lösen können, als Säure vorhanden ist, der Rest aber unschädlich, nämlich ungelöst, durch den Darm geht. Auf eine Vergleichung mit der wunderbaren Neutralisationsmechanik bei Wirbeltieren einzugehen, wäre in Anbetracht der Unsicherheit aller dieser Resultate beim Regenwurme verfrüht. —

[3]) Combault, C. R. Soc. Biol. Paris T. 62, 1907, 1, p. 440, T. 63, 1907, 2, p. 268; Journ. Anat. Physiol. Paris T. 45, 1909, p. 474. Siehe auch den Abschnitt über Atmung.

Cölomepithel an. In der dorsalen Mittellinie bildet die Darmwand eine in das Innere des Darmraumes vorspringende Längsfalte, die „Typhlosolis", die vom Anfang bis zum Ende des Mitteldarms verläuft, sich auf diesen beschränkend. Die Form der Falte ist je nach Art und Körperregion verschieden: Eine einfache Falte, ein Wulst, ein 2—3fach geteilter Wulst, ein im Querschnitt fünflappiges Gebilde, das dürften bei verschiedenen Lumbriciden die wichtigsten Formverschiedenheiten sein (de Ribaucourt). Das von der Falte eingeschlossene Gewebe ist reich an Blutgefäßen und Chloragogenzellen.

Auch abgesehen von der Typhlosolis, ist der Lumbricidendarm kein einfacher Schlauch, sondern er weist, je an der Grenze zweier Segmente (beim Durchtritt durch die Dissepimente), eine Einschnürung auf.

Die Verdauung im Mitteldarm. Der verdauende Saft, der von der Darmwand des Regenwurms abgeschieden wird, entspricht nach den Befunden einer Anzahl von Forschern, in den wesentlichsten Punkten dem Pankreassaft der Säugetiere.

a) Die Reaktion des verdauenden Saftes. Im Darm kann von einem Vorhandensein freier Säure keine Rede sein, wenn auch der Darminhalt nicht immer ausgesprochen alkalisch auf Lackmus reagiert. Im allgemeinen aber reagiert er schwach alkalisch [1]). Der Darmsaft soll nach Willem und Minne [2]) hingegen ausgesprochen alkalisch reagieren: Auf rotem Lackmuspapier wird mit einem Tropfen Darmsaft ein blauer Fleck erzeugt, und es ergibt sich, daß, um die ursprüngliche rote Farbe wiederherzustellen, man einen gleichgroßen Tropfen Salzsäure 1 : 1000 hinzufügen muß. Nach Ernst J. Lesser und Ernst W. Taschenberg [3]) reagiert der Extrakt aus Regenwurmdärmen auf Lackmus meist amphoter, „indes etwas stärker sauer als alkalisch".

b) Die Wirkung des Darmsaftes oder des Darmextraktes auf Eiweiß wird als energisch beschrieben. Sie verläuft wie bei den anderen tryptischen Proteasen Wirbelloser; d. h. sie ist am stärksten bei alkalischer Reaktion (Fredericq, Willem u. Minne), versagt aber auch nicht bei neutraler Reaktion, ja bei saurer Reaktion kann noch Proteolyse eintreten (Fredericq). Lesser und Taschenberg stellten vergleichende, quantitative Versuche an, bei normal amphoterer Reaktion, bei Zusatz von 1 ccm $^1/_{10}$ HCl und bei Zusatz von 1 % $NaHCO_3$. Es ergab sich unter sonst gleichen Bedingungen:

Reaktion	Temperatur	Fibrinzerfall nach Stunden
amphoter	Zimmertemp.	5
„	37 °	3½
alkalisch	Zimmertemp.	4½
„	37 °	3½
sauer	Zimmertemp.	20
„	37 °	28½

Die Säure hemmt also die Proteolyse sehr weitgehend, und zwar um so mehr, je höher die Temperatur ist, während sonst höhere Temperatur die Lösung beschleunigt.

[1]) Fredericq, Léon, Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391.

[2]) Willem, V. und A. Minne, Livre jubilaire Charles van Bambeke. Bruxelles 1899, p. 201.

[3]) Lesser und Taschenberg, Zeitschr. Biol. Bd. 50, 1908, S. 446. Lumbricus agricola (Hoffm.), Allolobophora foetida (Savign.).

Von den Produkten der Verdauung ist nicht viel bekannt. Krukenberg fand Tryptophan, Willem und Minne vermißten Leucin und Tyrosin, doch ist nicht daran zu zweifeln, daß auch diese Körper sich werden finden lassen. Durch die Untersuchungen von E. Abderhalden und R. Heise[1]) steht jedenfalls fest, daß im Regenwurmdarm (Lumbricus terrestris) ein peptolytisches Ferment vorhanden ist, welches aus tyrosinreichem Seidenpepton („Roche", in Wasser 1 : 2 gelöst) Tyrosin abzuspalten vermag.

c) Kohlehydratverdauung. Eine Amylase wurde zuerst von L. Fredericq (l. c.) bei Lumbricus terrestris nachgewiesen, ein Befund, den neuerdings Lesser und Taschenberg bestätigten: Stärkeverzuckerung trat nach 1¾ Stunde bei Zimmertemperatur ein; es bildete sich Maltose.

Glykogen wird hydrolysiert unter Bildung reduzierender Zuckerarten; Rohrzucker wird invertiert, allerdings erst nach längerer Zeit (mindestens 23 Stunden bei Zimmertemperatur. Zuweilen versagte diese Wirkung). Vermißt wurden: Laktase, Inulinase, Cytase (Cellulase). Cytase fehlt nach Darwin auch in dem, auf die Blätter gespieenen Safte, der sie nicht zum Zerfallen bringt.

d) Fettverdauung. Lesser und Taschenberg fanden, daß mit Lackmus blau gefärbte Milch bei Zusatz von Darmextrakt, sich, der Fettsäurebildung wegen, nach 3 Stunden, bei Zimmertemperatur deutlich röte. „Die aus 2 ccm Kuhmilch in 24 Stunden gebildete Säure entsprach ungefähr 0,5 ccm $^1/_{10}$ n. NaOH."

e) Von den oxydierenden Fermenten fand sich Katalase[2]). Tyrosinase, die sonst bei Wirbellosen häufig vorkommt, wurde im Darmextrakt vermißt.

E. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

Der Darm des Regenwurms stellt eins jener typischen Darmepithelien wirbelloser Tiere dar, in denen sezernierende und absorbierende Zellen bunt durcheinander gemischt sind.

Die Drüsenzellen (die an Zahl mit den Absorptionszellen konkurrieren) stehen zwischen den Absorptionszellen. „Bei der Sekretentwicklung erscheinen sie zylindrisch, doch mit halsartig verdünntem peripherem (freiem) Ende, das zwischen die verbreiterten Enden der Nährzellen (Absorptionszellen) sich einschiebt" [3]). Es wird also die Darmoberfläche fast nur von den Absorptionszellen eingenommen, die Drüsenzellen stehen mit dem Darmraum nur durch relativ enge Lücken, zwischen benachbarten Verbreiterungen der Absorptionszellen in Verbindung (Fig. 87 dr. z).

Diese Drüsenzellen sind mit großen runden, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzenden Körnchen gefüllt[4]), deren Eiweißnatur sich durch

[1]) Abderhalden und Heise, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 62, 1909, S. 136.
[2]) Lesser, Zeitschr. Biol. Bd. 49, S. 575;
[3]) K. C. Schneider, Lehrbuch S. 407; ähnlich Greenwood, M., Journ. Physiol. London Vol. 13, 1892, p. 239.
[4]) Gurwitsch, Alexander, Arch. mikr. Anat. Bd. 57, 1901, S. 184. Darmepithel von Lumbricus S. 184—299. Eine von G. beschriebene eigentümliche distale Zellschlußvorrichtung kann uns hier nicht weiter beschäftigen. („Schlußleiste", darunter Plasmaaufhellung in Form einer fünfteiligen Rosette; vielleicht ein Apparat zur Ausstoßung der Sekrete?). K. C. Schneider scheint bei Eisenia rosea die großen stark färbbaren Granula nicht immer haben nachweisen zu können.

Millons Reagens dartun läßt (Willem und Minne). Im Hunger sind die Granula am zahlreichsten vorhanden. Stark färbbares granuliertes Plasma dürfte die Vorstufe der Granulabildung sein (K. C. Schneider). Gegen die freie Oberfläche zu, nehmen die Granula bedeutend an Zahl ab (Gurwitsch). Offenbar zerfallen sie hier, verlieren ihre Färbbarkeit (K. C. Schneider; Eisenhämatoxylin färbt sie hier nur gelb): es ist anzunehmen, daß sie schließlich in Lösung gehen, die Lösung aber durch den Porus zwischen den benachbarten Absorptionszellen ausgestoßen wird. Dieser Vorgang hat aber noch nicht beobachtet werden können. Ein Abschnüren oder Abstoßen der Drüsenzellen soll nach Greenwood [1]) nicht vorkommen. — Nach der Entleerung sind die Zellen so schmal und unscheinbar, daß sie oft nur mit Mühe nachzuweisen sind.

F. Resorptionszellen, Resorption.

Die Resorptionszellen sind häufig Gegenstand eingehender histologischer Untersuchungen gewesen [2]). Hier nur das Wichtigste (Fig. 87 a. z): Es handelt sich um mehr oder weniger zylindrische Zellen, die am distalen Ende (der freien Oberfläche) verbreitert sein können, insbesondere, wenn sie neben (gefüllten) Sekretzellen stehen. Der distale Schlußapparat dieser Zellen ist recht kompliziert. Es sind Zellen, die mit einem typischen (cuticularen) „Stäbchensaum" versehen sind, wie er für die Absorptionszellen charakteristisch zu sein scheint: Die freie Oberfläche ist mit einer Art Cuticula versehen, die eine große Anzahl, frei ins Darmlumen ragender starrer Stäbchen trägt. Dazu gesellt sich in vielen Fällen noch ein Cilienapparat: Eine oberste Plasmaschicht, körnchenfrei, licht und fast homogen, enthält den basalen Teil der Flimmern mit den Basalkörperchen. Die Flimmern durchbohren den Stäbchensaum und treten nach außen. Auf der Typhlosolis fehlen sie, lassen sich hingegen im ventralen Darmepithel nachweisen (Joseph)[3]). Ohne über die Bedeutung der Cilien Vermutungen äußern zu wollen, scheint es, als seien sie der Absorption, und zwar, offenbar der Fettabsorption vor allem, im Wege. Fettabsorption soll nach Greenwood hauptsächlich an der Typhlosolis stattfinden, jedenfalls aber stets nur bei cilienlosen

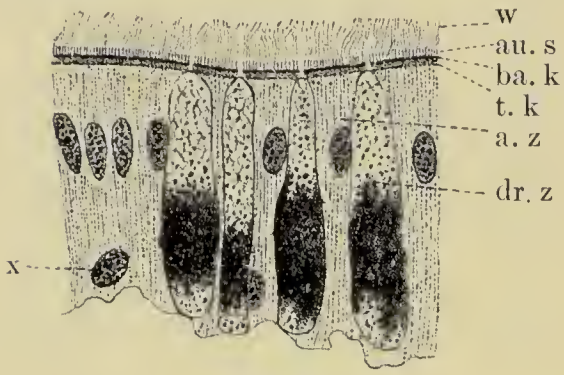


Fig. 87.

Eisenia rosea, Stück d. Darmepithels. a. z Absorptionszelle, dr. z Drüsenzelle, x Lymphzelle (?), w Wimpern, au. s Außensaum, ba. k Basalkörner, t. k innere Körnern. Unter den Wimpern w ist der Stäbchensaum zu sehen (nach K. C. Schneider).

[1]) Greenwood, Journ. Physiol. London Vol. 13, 1892, p. 239; Fr. Vejdowsky hatte das Vorkommen solch einer Abschnürung behauptet.

[2]) Greenwood, l. c., Gurwitsch, l. c., K. C. Schneider, endlich Joseph Heinrich, Arbeit. zoolog. Inst. Wien-Triest Bd. 14, 1903, S. 1.

[3]) Greenwood und Gurwitsch waren der Meinung, daß die Zellschlußplatte aus beweglichem Plasma bestehe, das je nach Bedarf Stäbchen oder Flimmern bilde. Nach Joseph dürfte es aber wohl kaum noch einem Zweifel unterliegen, daß der Stäbchensaum ein festes cuticuläres Gebilde, der Flimmerapparat aber von ihm unabhängig sei. Nach Greenwood und Gurwitsch soll übrigens auch gelegentlich der Stäbchensaum schwinden können.

Zellen sich nachweisen lassen [1]). Auf die Bedeutung der Stäbchensäume für die Absorption weist ihre Verbreitung bei den Absorptionszellen verschiedener Tiere hin (vgl. z. B. Arthropoden).

Die Einschlüsse der Zellen, als Argument für ihre absorptive Leistung.

Die uns beschäftigenden Zellen sind mäßig reichlich mit schwach gefärbten, ziemlich groben Granulationen gefüllt (Joseph). Wir werden diese Granula wohl als Absorpta („Assimilate") zu betrachten haben. Fett wurde von Willem und Minne [2]) als solches nachgewiesen. Nach Greenwood erscheint das Fett zuweilen gefärbt, und zwar offenbar durch das Chlorophyll der Nahrung.

Aufnahme fester Partikel durch die Mitteldarmzellen. Kükenthal [3]) fütterte Regenwürmer mit Erde, der Carmin (und Indigo) beigemengt war, und fand das Carmin in den Darmzellen wieder. Der Farbstoff ist zwar blasser, als vor der Aufnahme durch die Zelle, zeigt aber noch immer die gleichen Ecken und Kanten, ist also wohl (unverändert) phagocytiert [4]).

G. Howes [5]) gibt sogar an, in den Darmzellen des Regenwurms Partikel zersetzter vegetabilischer Materie gefunden zu haben [6]). Mit alledem erscheint Phagocytose durch die Zellen des Regenwurmdarmes noch recht zweifelhaft. Niemand hat die Angabe Howes' bestätigen können [7]). Ferner weist Eisig mit großer Schärfe in seiner Monographie S. 694 ff. darauf hin, daß Carmin sich zum Nachweis der Phagocytose im Regenwurmdarm nicht eigne, da es daselbst teilweise in Lösung gehe (was Kükenthal selbst beobachtete). Eisigs Versuche mit Indigo schlugen (bei Capitella capitata) fehl; Kükenthal selbst hatte über das Schicksal verfütterten Indigos keine Angabe gemacht.

G. Enddarm und Kot.

Man bezeichnet als Rektum denjenigen Teil des Darmendes, der keine Typhlosolis mehr besitzt. Ein Sphincter ani wird beschrieben. Der Kot wurde verschiedentlich im Zusammenhang mit der Frage nach der Bedeutung der Würmer für die Bildung der Ackerkrume untersucht, wie wir schon andeuteten. Er enthält neben Sandkörnern etc. Reste der Pflanzenstoffe, von denen sich der Wurm nährt, ja ganze Blattepidermisfetzen. Bedeutungsvoll für die Pflanzen, die sich des Kotes

[1]) Nach Greenwood sollen die eilientragenden Zellen Nichtfett (wasserlösliches) zu resorbieren berufen sein.

[2]) Willem und Minne, Livre jubilaire Charles van Bambeke, Bruxelles 1899, p. 207.

[3]) Kükenthal, Biol. Zentralbl. Bd. 8, 1888, S. 80.

[4]) „Einzelne Bilder, welche ich erhalten habe, weisen unzweideutig darauf hin, daß Darmzellen Fortsätze in das Darmlumen auszustrecken vermögen, daß sie sogar aus dem Epithelverbande ausscheiden können, um ins Darmlumen hineinzuwandern und daß sie dann wieder mit Nahrung, in diesem Falle Carminkörnchen, beladen in Reih und Glied treten" (Kükenthal S. 82).

[5]) Howes, An Atlas of Practical Elementary Biology. London 1885, p. 49 (n. Eisig).

[6]) Greenwood (l. c. S. 256) glaubt ebenfalls, in den vermeintlich beweglichen Stäbchen etc. eine Art Pseudopodien sehen zu können, berufen, feste Partikel aufzunehmen.

[7]) Greenwood: Ferner Eisig, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel: Fauna und Flora Nr. 16, 1887.

als Dünger bedienen, ist der N-Gehalt von 0,14 %[1]). Jeder Wurm setzt in Hensens Versuchen (S. 191 Fußn. 5) innerhalb 24 Stunden 0,5 g Kot ab.

H. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung.

Der Darm der Regenwürmer (und überhaupt der höheren Würmer) ist reich mit Blutgefäßen versehen (Fig. 88, schwarz), die mit dem pulsierenden Rückengefäß zusammenhängen. Bei Lumbriciden handelt es sich nach V. Willem und A. Minne[2]) um ein feines Netz von zirkulären Blutgefäßen, mit, in der Längsachse des Tieres verlaufenden, zahlreichen Anastomosen. Sind hier schon wenig Lücken zwischen den einzelnen Gefäßchen, so findet sich bei vielen anderen Chätopoden, statt des Netzes, in der Darmwand ein nahezu kontinuierlicher Blutsinus, der wie eine Manschette den Darm umgibt: Es ist äußerst wahrscheinlich, daß die Nahrung aus den Epithelzellen unmittelbar in diesen Teil des Blutgefäßsystems gelangt.

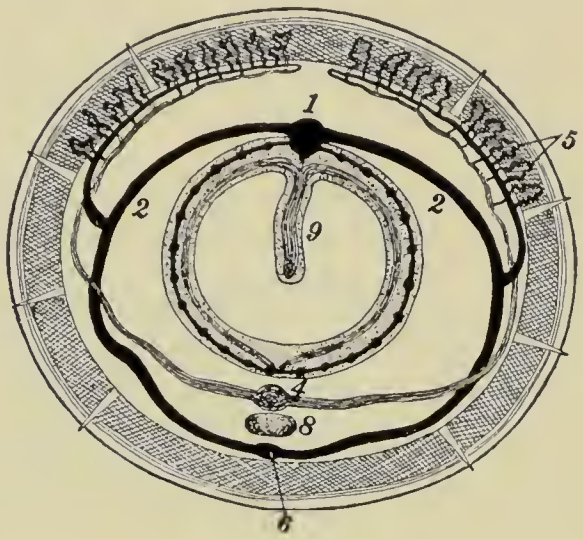


Fig. 88.

Gefäßverlauf bei einem Regenwurm. Querschnitt durch ein Segment. 1 Rückengefäß, 2 Gefäßschlingen, 4 Bauchgefäß, 5 Gefäßkapillaren in der Körperwand (Muskelschicht), 6 subneurales Längsgefäß, 8 Bauchganglienkette, 9 Typhlosolis des Darms (nach Perrier aus Hesse-Doflein).

Die Chloragogenzellen. Es handelt sich um peritoneale Zellen, welche als dicke gelblichbraune Masse den Darm und das dorsale Blutgefäß umhüllen. Über ihre Funktion sind viele Meinungen geäußert worden, die wir nicht alle wiedergeben können. Tatsache ist, daß diese Zellen imstande sind Flüssigkeiten, wie Lösungen von Farbstoffen, in sich aufzunehmen, gleichgültig ob diese Lösungen verfüttert oder in die Leibeshöhle injiziert wurden[3]). Einige Autoren schlossen auf exkretive Tätigkeit dieser Zellen, eine Meinung, die auch durch folgende Argumente gestützt wurde: Einmal enthalten die Zellen in der Norm gelbgrüne bis braune Granula, die man glaubte, für ein Exkret ansehen zu dürfen. Dazu kommt vor allen Dingen, daß der gereizte Regenwurm (z. B. L. herculeus) aus feinen Poren, die sich in der dorsalen Mittellinie in den Segmentgrenzen befinden, Leibeshöhlenflüssigkeit ausstößt, welche solche Zellen enthält[4]).

[1]) Hensen, Victor, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 28, 1877, S. 354. (Gilbert fand 0,35 %.)

[2]) Willem und Minne, Livre jubilaire Charles van Bambeke, Bruxelles 1899, p. 201.

[3]) Kükenthal, W., Biol. Zentralbl. Bd. 8, 1888, S. 80, siehe auch Jenaer Zeitschr. Nat. 1884 (nach Eisig), fand verfüttertes Carmin, soweit gelöst, in den Chloragogenzellen. Schneider, Guido, Act. Soc. Faun. Flor. Fennica, Vol. 27, 1906, Nr. 7 fand verfüttertes und injiziertes Eisen in ihnen. Szüts, Andor (Állatt zözlem. Köt 5. 1907, p. 115 fand eingespritztes Carmin in den Chloragogenzellen; aus ihnen soll es (gelöst) ins Blut gelangen und durch die Nephridien ausgeschieden werden.

[4]) Kükenthal, W., Leitfaden für das zoologische Praktikum. Jena, G. Fischer, A. 3, 1905, S. 110. Siehe den Abschnitt über Exkretion.

Andererseits erinnern wir uns, wie oft Zellen Fremdsubstanzen, wie Farbstoffe und Eisen aufnehmen, ohne doch exkretorische (Haupt-) Funktion zu haben. Die Dinge liegen hier ganz analog wie bei den „Fettzellen" in der Leibeshöhle der Nematoden. Auch sie nehmen Farbstoffe auf und beweisen damit ihre Fähigkeit überhaupt Stoffe aus der Leibeshöhlenflüssigkeit zu absorbieren und zu speichern. In der Tat fanden mehrere Autoren Reserven auch in den Chloragogenzellen des Regenwurms, so Fett und Glykogen:

Cuénot[1]) fand Glykogen, G. Schneider Fett. Es steht also fest, daß die Zellen Substanzen, welche (in der Leibeshöhlenflüssigkeit und) im Blute sich befinden, aufnehmen, wahrscheinlich also auch die Absorpta, welche aus dem Darm in die Darmblutgefäße etc. gelangten. Und es ist wahrscheinlich, daß sie, je nach Art der aufgenommenen Substanz, diese speichern oder in dargetaner Weise ausscheiden. Die Natur der Chloragogenkörner selbst, ob Exkret oder Reserve (um Eiweiß handelt es sich nach Kükenthal sicher nicht) steht keineswegs fest.

Feste Fremdkörper, die in die Leibeshöhle gelangen, werden nach Kükenthal nicht von den Chloragogenzellen, sondern von amöboiden Wanderzellen der Leibeshöhle aufgenommen.

J. Reservestoffe.

a. Fett. Nach Willem und Minne findet sich, wie angedeutet, Fett in den Absorptionszellen des Darmes. Im übrigen hörten wir soeben, daß Schneider angibt, Fett in den Chloragogenzellen gefunden zu haben. (Bei Phreoryctes, einer limicolen Oligochäte, auch Cuénot.)

b. Glykogen spielt offenbar eine große Rolle bei Regenwürmern. Wir hörten von seinem Vorhandensein in den Chloragogenzellen (Cuénot). Ferner fand dieser Autor das Kohlehydrat in anderen besonderen Peritonealzellen und in Leukocyten der Leibeshöhle, nicht aber in der Muskulatur. Ob damit die Speicherstellen des Glykogens erschöpfend aufgezählt sind, ist eine andere Frage. Jedenfalls findet es sich in bemerkenswerten Mengen.

Quantitative Untersuchungen verdanken wir Ernst J. Lesser[2]): Am dritten Hungertage enthielten 5 Exemplare von Lumbricus herculeus 23,81 g Trockensubstanz, 2,226 g Stickstoff, 0,8224 g Glykogen, und 1,563 g Ätherextrakt.

Bei voll ernährten Tieren wird sich mehr Glykogen finden lassen, da im Hunger — besonders in den ersten 10 Tagen (neben Eiweiß) — fast nur Glykogen verbraucht wird. Der Verbrauch von Glykogen vom 3.—10. Hungertage beträgt 60,0 % von obigem Anfangswert. Späterhin sinkt der Verbrauch auf 24,89 % (21.—28. Hungertag) und es wird mehr und mehr das Fett zur Deckung des Bedarfes mit herangezogen.

Entzieht man den Regenwürmern Sauerstoff[3]), so tritt an die Stelle der Vollausnützung dieser Reservestoffe, die anoxybiotische Spaltung wohl des Glykogens, und es entsteht, wie bei Ascaris, flüchtige Fettsäure (wahrscheinlich Valeriansäure). Hierbei wird 6 mal soviel Glykogen verbraucht, als bei Sauerstoffatmung, innerhalb derselben Zeit.

[1]) Cuénot, Arch. Biol. T. 15, 1898. G. Schneider hält die Zellen durchaus für Reservezellen, findet sie auch deutlicher gelbgrün gefärbt bei wohlgenährten, als bei hungernden Regenwürmern (n. Biedermann).

[2]) Lesser, Zeitschr. Biol. Bd. 50, 1908, S. 421, Bd. 52, 1909, S. 282, Bd. 53, 1910, S. 533). Siehe auch Bd. 2 dieses Buches.

[3]) Saint-Hilaire, C. Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 10, 1910, S. 150.

2. Die Polychäten.

A. Die Lebensweise und die Nahrung.

Die Polychäten sind, von wenigen Ausnahmen abgesehen, Meeresbewohner. „Die meisten schwimmen und kriechen auf dem Meeresboden, oder stecken in selbstgebauten Röhren." (Ludwig Synopsis). Wir teilen die Polychäten nach dieser ihrer Lebensweise ein, in festsitzende (Sedentaria) und freilebende (Errantia).

1. Sedentaria. Die meist in Röhren festsitzenden Sedentarien leben vorwiegend von pflanzlichen Stoffen, und viele von ihnen, insbesondere die durch „Kopfkiemen" ausgezeichneten Serpuliden, sind Strudler. Jene sog. Kiemen sollen nach Bounhiol bei der Atmung in manchen Fällen gar nicht wesentlich beteiligt sein. Die Hauptbedeutung dieses, mit Wimpern besetzten Tentakelkranzes (vgl. z. B. Spirographis) „ist die Entwicklung einer großen Strudelfläche für die Nahrungszufuhr" (Hesse, Tierbau, Tierleben S. 282). Allem Anscheine nach dienen auch die Fühler (Tentakeln) der Terebelliden, unter anderem, dem Einstrudeln kleiner Nahrungspartikel. Diese langen und sehr beweglichen Organe haben auf ihrer Unterseite eine flimmernde Rinne. Von ihr sagt Saint-Hilaire (s. Fußn. 3 S. 203): „Bringt man die Fühler in Wasser, in dem Tuscheteilchen suspendiert sind, so sieht man die Farbstoffpartikel sich längs der Rinne fortbewegen. Sie werden dabei durch den abgesonderten Schleim zu langen Fäden verklebt. Offenbar erfolgt genau auf diese Weise die Bewegung von Nahrungsteilchen in der Richtung zum Munde." (S. 166). Andererseits bohrt sich Arenicola — dem Regenwurm vergleichbar — in den Meeressand ein, diesen verschluckend. Wir lernten diese Tiere als Vergleichsobjekte kennen, als wir uns mit der Nahrungsaufnahme des Regenwurms beschäftigten [1]). Ähnlich verhalten sich die im Meeresschlamm wohnenden Capitelliden (z. B. Capitella capitata nach Eisig).

2. Die freilebenden Polychäten sind vorwiegend Räuber. Als Nahrung von Aphrodite (die uns eingehender beschäftigen wird) fand Gaston Darboux [2]) Crustaceen (Amphipoden, Isopoden), Anneliden, Hydrozoen und Spongien, auch kleine Mollusken finden sich zuweilen u. a. m.

3. Parasiten. Ichthyotomus sanguinarius (in die Nähe der Syllideen gehörig) schmarotzt auf Aalen (Myrus vulgaris L.). Dieser eigenartige Annelid ist ein Blutsauger. Er besitzt als Stechapparat (vergl. saugende Arthropoden) Stilette, die zu Scheren kombiniert, vorgestoßen, zurückgezogen und nach Art einer Schere gegeneinander bewegt werden können. Die Scherenbewegung, die innerhalb der gestochenen Wunde ausgeführt wird, soll dazu dienen, die Wunde offen zu halten, zu erweitern und, falls das beim Einstich nicht glückte, Blutgefäße zu eröffnen. (Eisig vergleicht die Stilette mit dem „scharfen Löffel" der Chirurgen.)

Am Kopf dieser Tiere oder in seiner Nähe münden verschiedene Drüsen, deren Sekret in die Stichwunde gelangt, aus der Blut gesogen werden soll, und welches Blut nachweislich ungerinnbar macht (siehe Hirudineen, Zecken etc.) [3]).

[1]) Siehe S. 192 f. Die Arenicoliden werden von vielen zu den Sedentarien gerechnet, von denen sie jedoch wesentlich abweichen.

[2]) Darboux, Bull. sc. France Belgique T. 33, 1900, p. 1.

[3]) Eisig, Hugo, Fauna und Flora d. G. v. Neapel. Nr. 28, 1906.

B. Der Pharynx (Rüssel) und die Nahrungsaufnahme.

a. Das Organ der Nahrungsaufnahme ist auch bei den polychäten Würmern der Pharynx. Er ist nach dem Typus des „Pharynx bulbosus" (Lang) gebildet, d. h. er stellt nichts anderes dar als eine muskuläre Verdickung der Vorderdarmwand. Viele Arten bedienen sich des Pharynx zum Beutefang dadurch, daß sie ihn vorstoßen. Es muß dies natürlich auf ganz anderem Wege geschehen, als etwa beim Pharynx plicatus der Strudelwürmer, der frei in die Pharynxtasche ragend, sich einfach, wie ein Regenwurm, durch Ringmuskelverkürzung zu verlängern imstande ist. Hier, bei den Polychäten, muß eine echte Evagination stattfinden, die man mit der teilweisen Wiederausstülpung eines eingezogenen Handschuhfingers zu vergleichen pflegt. Zu solcher Ausstülpung muß aber

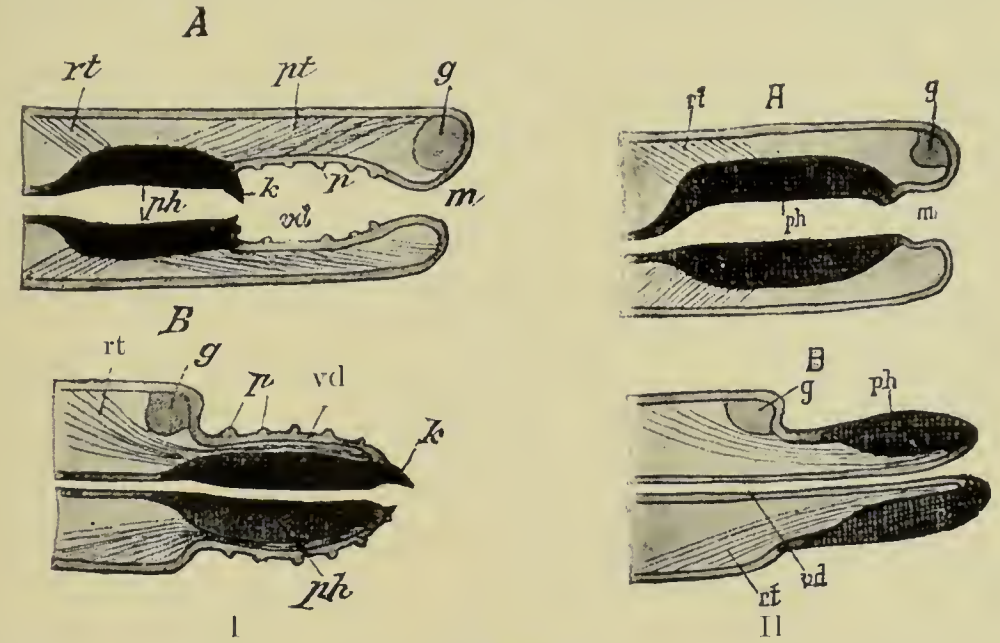


Fig. 89.

Schematische Darstellung des Pharyngealapparates von Raubanneliden. g Gehirn, ph Pharynx, k Kiefer, m Mund, rt Retraktoren, pt Protraktoren, vd vorderer weichhäutiger Teil des Pharyngealapparates, p dessen Papillen. I Vor dem Pharynx befindet sich ein häutiger Schlundteil, der ausgestülpt wird. II Der Pharynx selbst wird ausgestülpt. A Pharyngealapparat im zurückgezogenen, B im ausgestülpten Zustande (nach Lang).

ein Abschnitt der Schlauchwand weich sein. Jeder Teil dieses Wandabschnittes soll sich ja nach vorn bewegen, dann scharf (zeitweilig gleichsam als Mundrand) nach hinten umbiegen, um vielleicht noch ein Stück nach hinten gezogen zu werden. Das kann auf zweierlei Weise ermöglicht werden: 1. Zwischen Mund und dem eigentlichen, harten, muskulösen Pharynx schiebt sich eine weiche Haut ein, die jenen Anforderungen genügt. Führt sie die genannte Bewegung aus, so wird die Front des eigentlichen Pharynx vorgestoßen und kommt ganz vorn zu liegen. Diese Front ist häufig mit Chitinkiefern (Zangen, k) bewaffnet, die nunmehr in Wirkung treten können (Fig. 89 I). 2. Oder aber (Fig. 89 II), eine hinreichend lange Hautpartie zwischen Mund und Pharynx fehlt: Es muß der Pharynx trotz seiner starken Muskulatur weich genug bleiben, um, wie dargetan, ausgestülpt werden zu können[1]). Im erstgenannten Falle überzieht nach

[1]) Dieser Fall trifft nach H. Eisig (Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel, Fauna Flora Nr. 16, 1887) auch für Capitelliden zu. Es gibt noch andere Arten der Muskelanordnung und Ausstülpungsmechanik bei Polychäten, doch müssen wir auf deren Darstellung verzichten.

der Ausstülpung die weiche Haut von außen den eigentlichen Pharynx. Die zuvor dem Vorderdarmlumen zugekehrte Oberfläche befindet sich außen; sie kann mit Papillen besetzt sein, die (vielleicht einer Sinnesfunktion dienend) nunmehr ihrerseits in Wirksamkeit treten können. Um bei der Vorstülpung keine Zerrung auf den Darm auszuüben, kann zwischen Pharynx und Mitteldarm ein S-förmig gebogener Ösophagus eingeschaltet sein (Aphrodite).

Das Vorstoßen selbst geschieht vornehmlich durch den Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit, erzeugt durch Kontraktionen des Hautmuskelschlauches. Daneben sind auch „Protrusionsmuskeln" (pt) vorhanden. Die Ruhelage wird durch die Verkürzung von Rückziehmuskeln eingenommen [1]) (Fig. 89, rt).

Der Pharynx kann mit mannigfacher Bewaffnung ausgerüstet sein. Einmal ist sein Inneres oft stark kutikularisiert. Man neigt dann dazu, ihm, neben der Aufgabe, sich der Beute zu bemächtigen, auch noch diejenige eines Kaumagens zuzuschreiben (Darboux, bei Aphrodita aculeata). Kiefer, die auf der Pharynxfront stehen, erwähnten wir schon. Meist ist eine einzige solche Zange vorhanden (Fig. 90 k). Gravier (l. c.) beschreibt bei Glycera convoluta Keferstein, ihrer zwei. Die Längsmuskulatur des Pharynx wirkt hier auf die „Zähne" durch ein besonderes, schräg gestelltes Ansatzstück. Dieses ist mit dem Zahne auf dessen Innenseite etwa da, wo er das Pharynxgewebe verläßt, beweglich verbunden. Ein Zug auf das Ansatzstück muß eine Schliessung der Zange zur Folge haben.

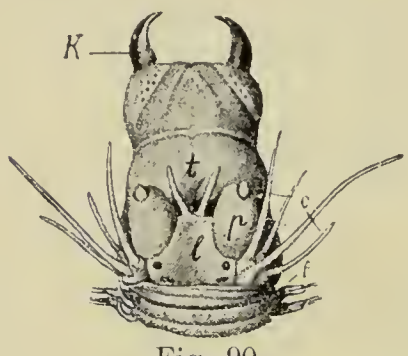


Fig. 90.
Kopf von Nereis versipedata mit ausgestülptem Schlundkopf (nach Ehlers). k Kiefer, t Tentakeln, p Palpen, l Kopflappen mit 4 Augen, c Kopfcirren, f Parapodien (aus Hertwig).

Zu den beiden Kieferpaaren gesellen sich nach Gravier bei Glyceriden noch Giftdrüsen (?), die sich in der Nähe der Zahninsertion im Pharynx befinden.

b. Die Nahrungsaufnahme. Aus dem Zusammenwirken von Pharynxvorstoß, Zangenbewegung, energischer Peristaltik (Schlingbewegungen) der mächtigen Pharynxmuskulatur muß man sich den Vorgang der Nahrungsaufnahme rekonstruieren. Von einer möglichen, die Nahrung zerkleinernden Wirkung des Pharynx von Aphrodite hörten wir schon (Darboux).

Abweichend hiervon wirken die Organe der Nahrungsaufnahme bei den schlammfressenden Capitelliden. Auch hier werden die Schlammportionen durch Pharynxvorstoß aufgenommen (auch die Arenicoliden füllen ja ihren Pharynx durch Vorstoß in den Sand und ziehen ihn dann gefüllt zurück [2])). Die stark entwickelte Bewimperung des Ösophagus formt aus dem Schlamm (oder experimentell dem Seewasser beigemengtem Carminpulver), kleine ovale Ballen, die verschluckt werden [3]).

[1]) Genaue Beschreibung des Vorgangs bei Notomastus findet der Leser in Eisigs zitierter Monographie. Siehe ferner Gravier, Charles, Bull. se. France Belgique T. 31, 1898, p. 159 und p. 421 (Glyceridae).

[2]) Gamble, F. W. und H. J. Ashworth, Quart. Journ. mier. Sc., N. S., Vol. 41, p. 1 (S.-A.).

[3]) Eisig, Hugo, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Nr. 16, 1887.

Die Funktion der bei Polychäten beschriebenen Speicheldrüsen ist nicht bekannt. Nur bei dem Blutsauger Ichthyotomus (s. oben) dient ihr Sekret dazu, die Gerinnung des gesogenen Blutes hintan zu halten (Eisig).

C. Der Mitteldarm und die Verdauung in ihm.

Der mit Längs- und Ringmuskulatur versehene Mitteldarm der Polychäten zeigt einige Mannigfaltigkeit. Er kann als gerades Rohr den Körper durchsetzen[1]). Oder aber ein faltiger „Magen" setzt sich von dem eigentlichen Darme ab (Ophelia radiata[2]). Bei Lagis korenii[3]) steigt ein ziemlich stark entwickelter Teil des Mitteldarms in der Längsachse des Tieres bis zum Ende der Leibeshöhle hinab, bildet ein Knie, um parallel mit dem ersten Schenkel bis zur Höhe des Ösophagus zu verlaufen, es folgt ein dritter, abwärts gerichteter Schenkel, der hinten mit einem kurzen Enddarm mündet. Überall weist der Mitteldarm von Lagis eine typhlosolisartige Falte auf, die das Lumen im Querschnitt meist halbmondförmig erscheinen läßt. Bei Aphrodite (A. aculeata) lernen wir einen geräumigen Hauptdarm kennen, von dem 18 Paar verzweigter Blinddärme ausgehen. Diese Einrichtung ist nun freilich nicht lediglich als Vergrößerung der Oberfläche des Mitteldarmepithels aufzufassen. Auch eine dritte Form der Komplikation des Mitteldarms, die Eisig bei den Capitelliden beschreibt, soll nicht eigentlich der Vergrößerung der verdauenden Fläche dienen: Es ist ein ventraler „Nebendarm", ein Schlauch der vorn und hinten mit dem eigentlichen Darm kommuniziert (siehe auch die Echiniden), und dem Eisig eine Rolle bei der Atmung zuerkennt[4]). (Ähnliches bei einigen Euniciden.)

Der verdauende Saft. Die Protease. Bei allen Polychäten die daraufhin untersucht worden sind, hat man eine trypsinartige Protease gefunden. So sagt L. Fredericq[5]) vom Darmsaft der Nereis: „Die verdauende Wirkung des alkalischen Saftes ist beträchtlich; er kann in weniger als zwei Stunden eine Menge Fibrin verdauen, entsprechend dem Gewicht der Würmer, die man zur Herstellung des Extraktes verwandt hat". Krukenberg fand, daß der Saft von Aphrodite und Spirographis spalanzanii bei neutraler, besser bei alkalischer Reaktion, Eiweiß verdaut und daß ferner das Ferment von Aphrodite durch Salzsäure von 0.2 % zerstört wird. Der trypsinartige Charakter der Protease von Aphrodite wurde auch von Darboux (l. c.) bestätigt. Brasil[6]) wies bei Lagis korenii nicht nur eine Protease nach, die bei alkalischer Reaktion verdaut, sondern zeigte auch, daß sich bei ihrer Einwirkung Tryptophan bildet.

Dem nämlichen Autor gelang beim gleichen Objekt der Nachweis einer Amylase, die Reißstärke in reduzierenden Zucker verwandelt, endlich einer Lipase.

[1]) Nach Eisig ist der Darm junger Capitelliden solch ein gestrecktes Rohr, bei erwachsenen bildet er nicht selten Falten oder verläuft leicht gewunden.

[2]) Schäppi, Jenaer Zeitschr. Nat. Bd. 28, 1894, S. 247. Die spezifische Funktion beider Teile ist aber unbekannt.

[3]) Brasil, Louis, Arch. Zool. expér. (4) T. 2, 1904, p. 91.

[4]) Siehe den Abschnitt über Atmung.

[5]) Fredericq, Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391.

[6]) Brasil, Arch. Zool. expér. (4) T. 2, 1904, p. 91 (u. a. O.).

D. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

1. Wo wird sezerniert? Bei Polychäten mit einfachem Darm dürften die Verhältnisse nicht viel anders liegen als beim Regenwurm, der ganze Mitteldarm wird für die Sekretion des Saftes (wohl stets durch besondere Zellen) verantwortlich zu machen sein.

Anders z. B. bei Lagis korenii; hier beschränkt sich nach Brasil (s. Fußn. 6, S. 207) die Sekretion nicht nur auf bestimmte Teile der drei beschriebenen Darmschenkel, sondern sogar die Sekretion der drei von Brasil nachgewiesenen Fermente soll — jede für sich — lokalisiert sein. Die Amylase findet sich in den ersten $^2/_3$ des ersten absteigenden Darmschenkels, die Protease in dessen letztem Drittel, während die Lipase sich — wenn auch nicht stets — im aufsteigenden Darmschenkel nachweisen ließ (Extraktion der genannten Darmteile mit Thymolwasser). Der zweite absteigende Schenkel soll gar nicht sezernieren. Diese Lokalisierung, der auch eine histologische Differenzierung der Regionen zu entsprechen scheint, wäre, falls sie sich bestätigte — von großer allgemein-physiologischer Bedeutung.

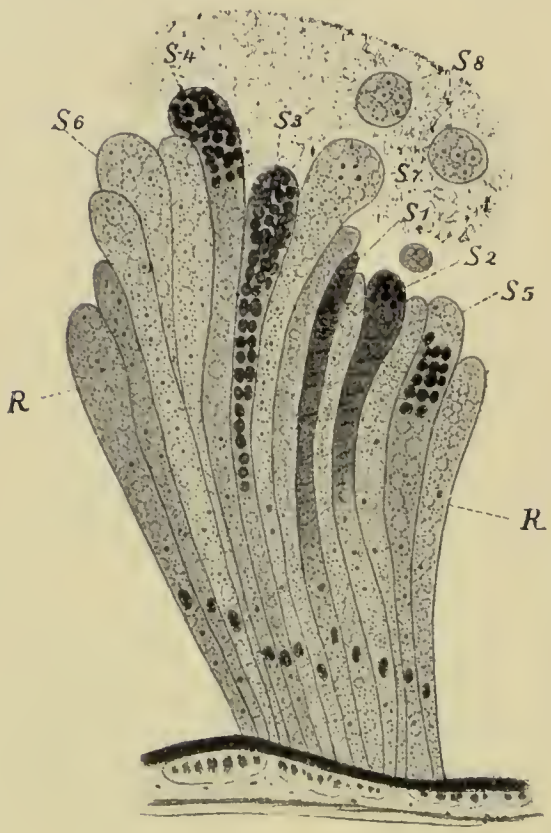


Fig. 91.

Aphrodite aculeata, Epithelprotuberanz aus einem Blindschlauch. S_1—S_7 Sekretionszellen in verschiedenen aufeinander folgenden Stadien der Sekretion, S_8 Sekretblasen im Lumen des Cökum, R Resorptionszellen (n. Jordan)

Nach dem histologischen Bilde zu schließen, scheint die Sekretion bei Aphrodite aculeata[1]) auf die Cöca beschränkt zu sein. Zwar finden sich im Hauptdarm Zellen mit deutlichen Sekretgranulationen; doch sind sie äußerst reduziert, zeigen nicht jene, durch Verschiedenartigkeit, Aktivität verratenden Erscheinungen, durch welche sich Fermentzellen (auch in den Blinddärmen von Aphrodite) auszuzeichnen pflegen. Vielleicht sondern die Drüsenzellen des Hauptdarms einen Schleim ab, den wir noch erwähnen werden (siehe Fig. 95).

2. Die Sekretionszellen (Fig. 91). Das Cöka-Epithel von Aphrodite aculeata ist ein typisches gemischtes Mitteldarmepithel, in welchem Absorptions- und Sekretionszellen durcheinander stehen[2]). Der Sekretionsakt kündigt sich bei der jungen Fermentzelle durch die starke Färbbarkeit des Plasmas an (S_1). Es bilden sich auf Kosten dieses stark färbbaren Plasmas mehr und mehr, gleichfalls sich intensiv färbende Granula

[1]) Jordan, H., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 78, 1904, S. 165.

[2]) Die Form der Zellen ist sehr verschieden, je nachdem sie sich auf Epithelverdickungen (keulenförmige Zellen, Fig. 91), oder an solchen Stellen befinden, wo das Epithel niedrig ist („cylindrische" Zellen).

(Granulatrauben)[1]) (S_2—S_4). Diese gehen innerhalb der Zelle in Lösung (Vakuolen mit Gerinnsel, grosse Sekretblase S_5—S_7). Es scheint, daß der, die große Sekretblase enthaltende Zellkopf durch Abschnürung in das Lumen gelangt (S_8). Bei Aphrodite dürfte das Ferment in den Hauptdarm sich ergießen, und daselbst zunächst seine Wirkung entfalten[2]).

Bei Lagis korenii beschreibt Brasil eine ganze Reihe verschiedener Zelltypen, auf die einzugehen, wir uns versagen müssen, da ihre jeweilige physiologische Individualität keineswegs erwiesen ist. Eigentümlich ist, daß nach Brasil nicht nur die Fermente, sondern auch der Sekretionsmodus je nach Darmabschnitt verschieden ist: Im vorderen Teile des Mitteldarms stehen die Fermentzellen zwischen den Flimmerzellen eingekeilt, wie wir das etwa beim Regenwurm kennen lernten. Nach Brasils Abbildungen zu schließen, tritt auch hier das Proferment in Gestalt typischer Sekretkügelchen zwischen den Wimperzellen hindurch in den Darm, ohne daß Abschnürung von Zellteilen erfolgte. Eine solche läßt sich hingegen nachweisen, wenn man den Darm eine Strecke abwärts untersucht. Hier (besonders im aufsteigenden, Lipase produzierenden Schenkel) beobachtet man häufig, daß Zellen, die mit Sekretkörnchen dicht erfüllt sind, ausgestoßen werden (l. c. S. 139)[3]). Der dritte, absteigende Darmschenkel soll, wie angedeutet, keinerlei Fermentzellen enthalten.

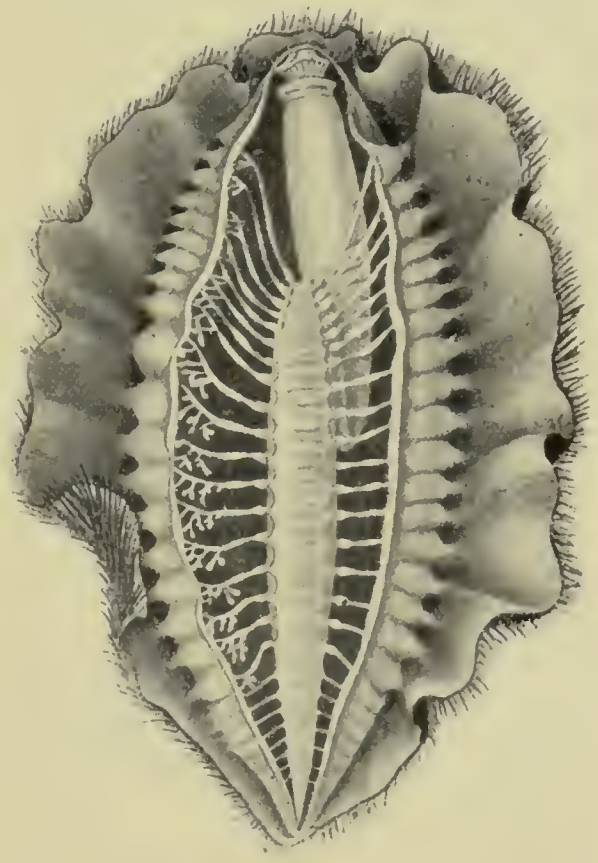


Fig. 92.

Aphrodite aculeata. 1/1 Durch einen Medianschnitt vom Rücken her, eröffnet. Verdauungsorgane. Auf der linken Seite sind die dorsalen Verzweigungen der Blindschläuche teilweise freigelegt (nach Setti).

[1]) Die Behauptung, daß es Granula, nicht aber Tropfen sind, bezieht sich auf konservierte Präparate. Über ihren Zustand beim lebenden Tiere ist nicht leicht etwas zu sagen; doch sehen die dunkel gefärbten, säure- und alkalibeständigen kompakten Kugeln nicht wie ein Gerinnsel aus. Nach Brasil (Lagis korenii, . c., Arenicola, Arch. Zool. expér. (4) T. 1, 1903, notes et revue) soll der Kern an der Bildung dieser Granula beteiligt sein. Eisig (Monographie d. Capitelliden) beobachtet in den Mitteldarmzellen lebhaft orangefarbige Tropfen, deren Menge je nach Ernährungszustand des Tieres schwankt (im Hunger am zahlreichsten in den Zellen), „die vielleicht auch als Ferment (Cymogen) auf dem Wege der Sekretion anzusehen wären". Daneben sind farblose, oder gelb oder grün gefärbte Körner vorhanden. Eisig glaubt sie als Exkret ansehen zu müssen (hauptsächlich Capitella). Angaben über zweierlei Zelltypen konnte ich, für Capitelliden, nicht finden.

[2]) Auf die Geschichte dieser Fragen kann ich mich hier nicht einlassen. Man vgl. meine zitierte Arbeit, ferner diejenige von Darboux, endlich Setti, Ernesto, Ric. Lab. Anat. Roma Vol. 7, 1900, p. 297.

[3]) Auch Eisig beschreibt bei Notomastus eine Abschnürung distaler Partien der Darmzellen.

E. Die Absorption.

1. In welchem Mitteldarmteil wird absorbiert?

Im allgemeinen haben wir kein Recht anzunehmen, daß irgend ein wesentlicher Teil des Anellidendarmes zu absorbieren nicht imstande sei. Andererseits dürfte sich die Absorption auf den Mitteldarm beschränken: „Ausschließlich der Magendarm (Mitteldarm) und auch dieser nur bis zum Bereich der Schwanzregion, ist an der Aufsaugung des Farbstoffes beteiligt", sagt Eisig in seiner Monographie der Capitelliden auf Grund von Versuchen mit Carminfütterungen bei Capitella capitata.

Selbst der Darm von Lagis korenii, der ja nach Brasil[1]) eine so eigentümliche Differenzierung zeigen soll, scheint nach dem gleichen Autor überall der Resorption fähig zu sein, allerdings in mehr oder minder großem Maße: Nach Fütterung mit Farbstoffen färbt sich der erste absteigende Darmschenkel (in seinen beiden oben genannten Regionen) lebhaft, weniger der aufsteigende Teil; der zweite absteigende Schenkel aber, in dem keine Fermentzellen, sondern nur flache Resorptionszellen

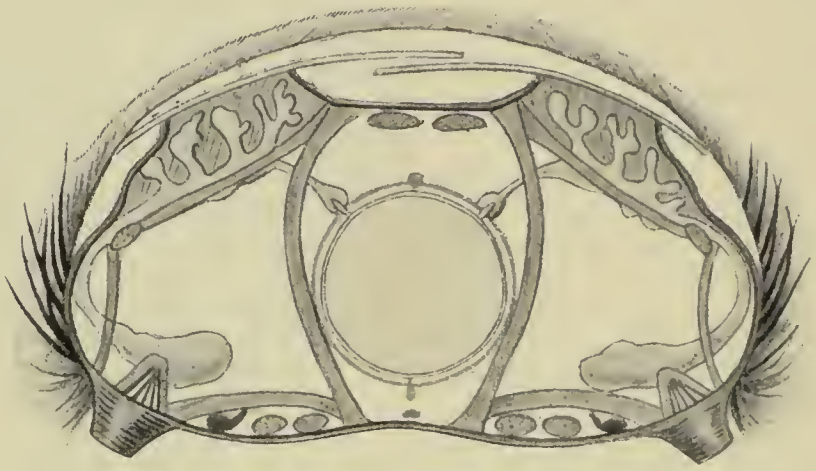


Fig. 93.

Aphrodite aculeata. Schematischer Querschnitt durch die Mitte des Körpers $^2/_1$ (nach Setti).

sich hatten nachweisen lassen, nahm am stärksten den verfütterten Farbstoff in sich auf[2]). Fett soll übrigens vornehmlich im ersten (absteigenden) Abschnitt zur Aufnahme gelangen.

Ganz anders liegen die Dinge bei Aphrodite aculeata, es finden sich hier so eigenartige Verhältnisse, daß wir mit einigen Worten bei diesen Würmern verweilen müssen[3]).

Die Einrichtung der Verdauungsorgane von Aphrodite stellt offenbar eine Anpassung an eine, mit Hartteilen aller Art (Sand, Crustaceenpanzer) untermischte Nahrung dar. Der Ösophagus führt hier in einen dicken „Hauptdarm", an den sich, wie gesagt, 18 Paar verzweigter Blinddärme, segmental angeordnet, seitlich mit einer recht massiven Ampulle ansetzen. (Figg. 92, 93.) Es sind dünne Schläuche, die jedoch von Zeit zu Zeit knollige Erweiterungen treiben, und ventral meist mit solch einer Erweiterung endigen. Unterwegs entsenden sie eine Anzahl feinerer Ver-

[1]) Areh. Zool. expér. (4) T. 2, 1904, p. 91.

[2]) Nach N. Malaquin (Mém. Soc. Sc. Arts Lille 1893) soll auch bei Sylliden der Endabschnitt des Mitteldarms vornehmlich der Resorption dienen.

[3]) Naeh Jordan, H., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 78, 1904, S. 165. Daselbst ist die ältere Literatur einzusehen, (siehe auch Biol. Zentralbl. Bd. 24, 1904, S. 321.)

zweigungen nach oben, die dorsal in demjenigen Gewebe verankert sich befinden, das die sog. Elytren trägt. Lediglich in diesen Schläuchen findet Absorption statt, und zwar, abgesehen von ihrem ersten Anfang, wohl in allen Teilen der Schläuche: in den engen Röhren, den kolbigen Auftreibungen und den dorsalen Verzweigungen. (Wir hörten schon, daß mit einiger Wahrscheinlichkeit auch die Sekretion sich auf diese Schläuche beschränkt). Um dies nachzuweisen, wurden die Würmer teils mit Carmin, teils mit Eisenlösungen gefüttert. Es ergab sich, daß feines Carminpulver in die Cöka tritt (Fig. 94 ist nach einem stark erweiterten, mit verfüttertem Carmin gefüllten Cökum gezeichnet). Ferner konnte die Resorption des Eisens (mikrochemisch durch Berlinerblau-Reaktion), nur in den Blinddärmen, nicht aber im Hauptdarme nachgewiesen werden. Nach diesen Befunden, im Verein mit dem anatomisch-histologischen Bau der in Frage stehenden Organe, läßt sich folgendes Bild des Verdauungsvorganges entwerfen:

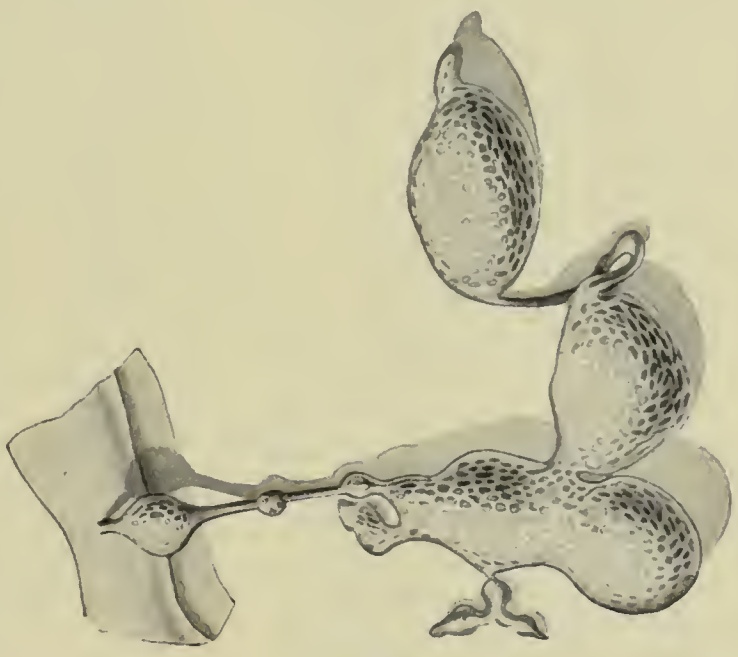


Fig. 94.

Aphrodite aculeata. Ein Cökum (mit Carmin gefüllt im Original rot) (nach Jordan aus Biedermann).

Der Hauptdarm ist einmal der Raum, in welchem ein erstes Zusammentreffen zwischen der Nahrung und dem uns bekannten Darmsaft, eine erste Verdauung stattfindet. Dann aber dient er als eine Art Presse. Seine Wand besteht aus eigenartig umgebildeten Mitteldarmzellen (Fig. 95), welche durch Verkleinerung des Zellraumes (Verminderung des Plasmas) und Verstärkung der Zellmembran ihre, für Mitteldarmzellen typische Weichheit eingebüßt haben und sich trefflich für ihre Rolle eignen, die Wand einer Presse zu bilden. Diese Presse nämlich soll aus der halbverdauten Nahrung das Gelöste und Feinverteilte durch je eine, zu beschreibende, Filtervorrichtung, in die Cöka drücken. Durch diesen Filtrierungsprozeß werden die zarten Cöka vor den Filterrückständen, den Hartteilen der Nahrung, geschützt, die hinwiederum die Wand des Hauptdarmes nicht verletzen können, da dessen Zellen durch ihre angedeutete Umbildung offenbar sehr widerstandsfähig geworden sind. Der Filterapparat befindet sich je in der Ampulle, mit welcher die Blinddärme beginnen.

Die Ampulle — ein Teil der Mitteldarmausstülpung, die wir Cökum nennen — zeigt den Bauplan des Mitteldarms: Epithel in bindegewebig muskulärer Hülle. Allein die Epithelzellen sind weitgehend verändert. In erster Linie bilden sie an zwei, einander entgegengesetzten Stellen der Ampulle, je eine mächtige, vorspringende Platte, die beide gemeinsam den Ampullenraum annähernd ausfüllend, zwischen sich nur mehr einen Spaltraum frei lassen, den Filterraum. In ihn gelangt die Nahrung

vom Darm her ohne weiteres; sein Ausgang nach dem Blinddarm aber ist außerordentlich verengert, dadurch, daß die Ränder des Plattenpaares, an der ganzen Mündung des Filterraums in den Blinddarm, sich einander entgegenbiegen (Fig. 96) und die Zellen daselbst noch mit besonders starken, starren Cilien bewaffnet sind. Es gelangt also, unter Druckwirkung des Hauptdarms, aus dem Filterraum, zwischen den Plattenrändern hindurch, nur Gelöstes und Feinverteiltes in den Blinddarm.

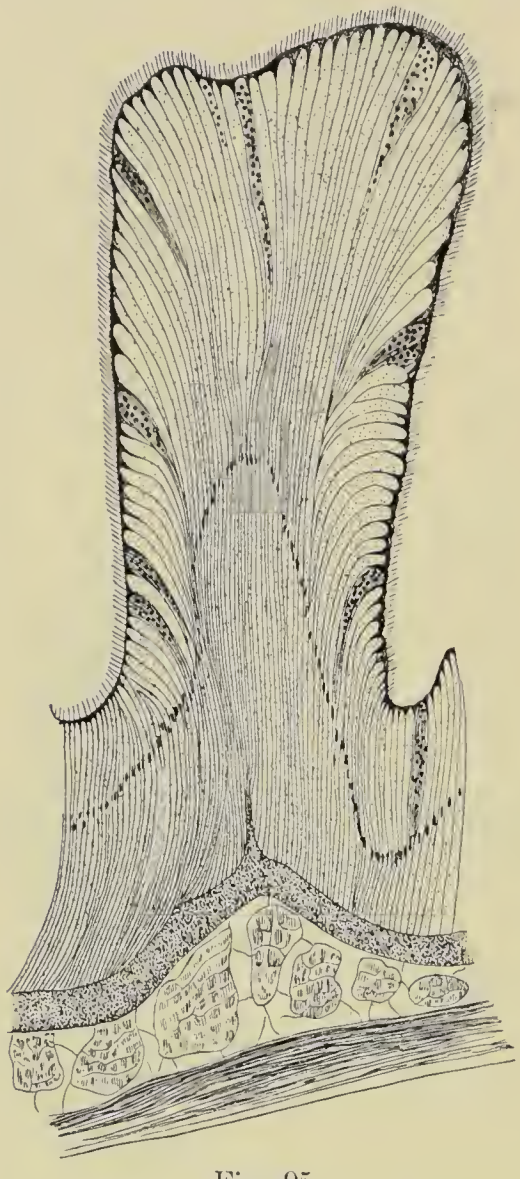


Fig. 95.

Aphrodite aculeata. Medianer Horizontalschnitt durch den Darm mit einem Epithelwall (nach Jordan aus Biedermann).

Die Umbildung der Zellen dieser Platten ist überraschend. Sie dient, den Platten (Unverletzlichkeit und) Festigkeit zu verleihen, ohne die kein Filtrationsprozeß würde stattfinden können. Wie im Hauptdarm, und im Gegensatz zu den aktiven Zellen des Blinddarmepithels, sind die langen äußerst schmalen Zellen arm an Plasma, und mit starker, durch mannigfaltige Fältelung versteifter Membran versehen. Eine ansehnliche Cuticula an der Zellfront wird, wie es scheint, in ihrer mechanischen Funktion durch den Basalapparat der Flimmern unterstützt. Die Flimmern ihrerseits sind starr. und fördern, zum mindesten an den Plattenrändern den Filtrationsprozeß wesentlich (Carminkörner bleiben zwischen ihnen hängen[1]) (Fig. 97).

2. Der Absorptionsvorgang.

Es dürfte feststehen, daß die Verdauung durchaus extracellulär ist. Phagocytose nirgends stattfindet[2]). Ich[3]) habe Aphrodite mit Eisen gefüttert und fand späterhin sehr kleine „Eisenvakuolen" (Eisentröpfchen oder -körnchen) in bestimmten, wenig

[1]) Malard (Bull. Soc. philomat. (8) T. 3, 1891, p. 158) wurde durch das eigentümliche Aussehen der Platten, die er für eine Art Verschluß, der, seiner Meinung nach, lediglich drüsigen Schläuche hielt, veranlaßt, sie „Noyeaux pseudocartilagineux" zu nennen. Auch histologisch dürfte dieses Beispiel der Umwandlung entodermalen Mitteldarmepithels in eine Art Hartgebilde von Interesse sein. Wunderbar ist der Umstand, daß die, mit Hartteilen untermischte Nahrung hier (und bei den höheren Krebsen) die Bildung soleh komplizierter Filterapparate verursachte, bei so vielen anderen Tieren (Regenwurm!) aber nicht.

[2]) Eisig fand zwar bei Capitella capitata nach Carminfütterung, Carminkörnchen in den Mitteldarmzellen, er kommt aber zum Schluß, daß der Farbstoff in gelöstem Zustande absorbiert, dann aber innerhalb des Zellplasmas wohl gefällt werde; denn Phagocytose lasse sich auf keinem anderen Wege nachweisen. Niemals finden sich Partikel des Darminhaltes, oder verfüttertes Indigo in den Zellen. —

[3]) Jordan, H., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 78, 1904, S. 165.

differenzierten Zellen der Cöka (nur der Cöka), die unter die Sekretionszellen gemischt, mit ihnen gemeinsam das Epithel bilden (Fig. 91 R). Sie sind hauptsächlich da, wo, wie in der Figur, das Epithel zottenartig vortritt, kleiner als die Sekretzellen, unterscheiden sich aber bezüglich ihrer Keulenform nicht von ihnen[1]). Ob es sich um Gebilde handelt, die dauernd ihre Individualität als Absorptionszellen bewahren, oder ob sie nur ein Stadium in der Entwicklung der Sekretzellen sind, das läßt sich vorderhand nicht angeben. Das Plasma der Absorptionszellen

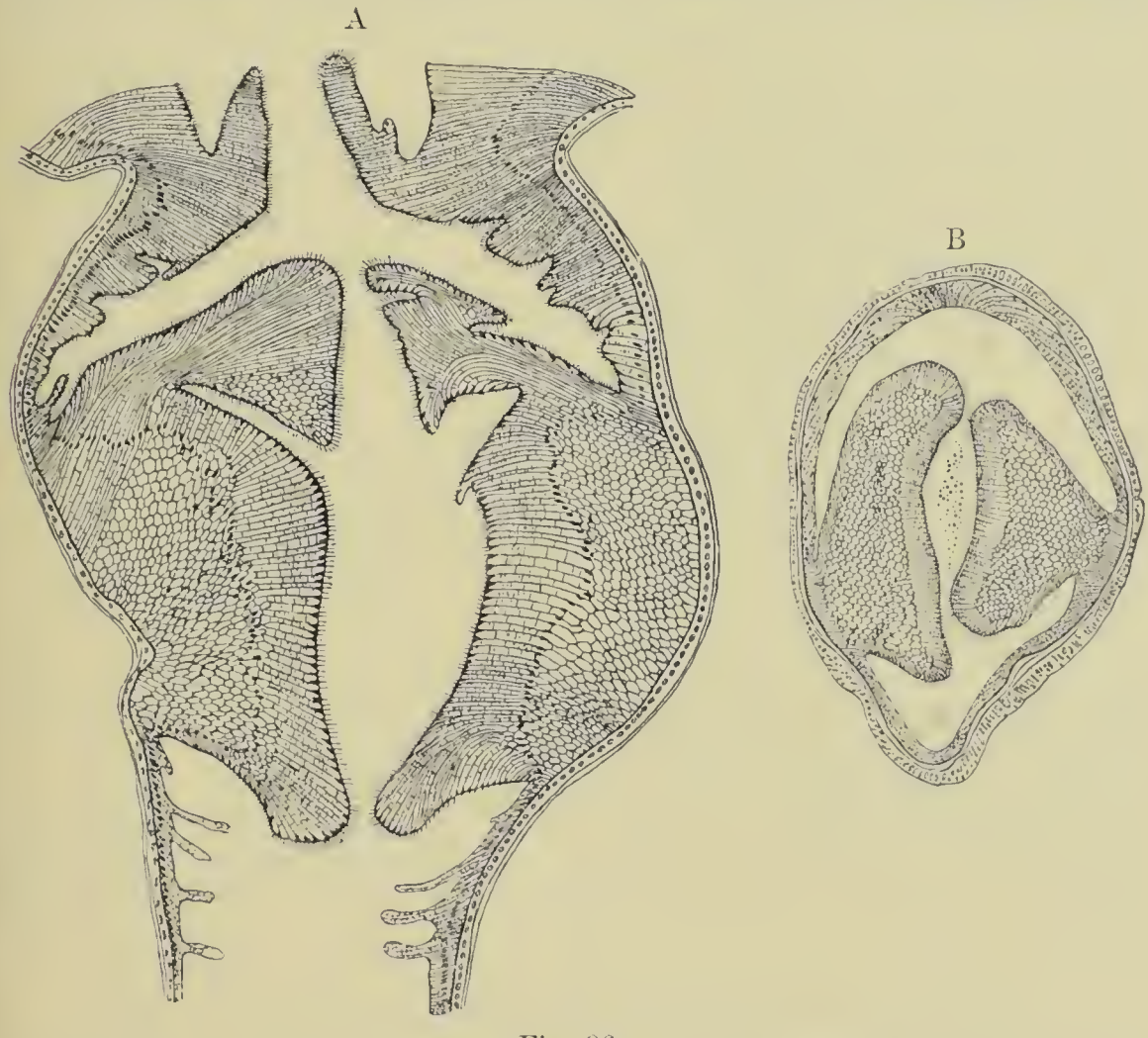


Fig. 96.

Aphrodite aculeata. A Längsschnitt durch eine Ampulle mit dem Filterapparat. B Querschnitt durch den Filterapparat (nach Jordan aus Biedermann).

ist dicht und reich mit kleinen „Vakuolen" durchsetzt, die im Mikrotomschnitt leer, in Natur also möglicherweise fetterfüllt sind.

Eisig, der keine Angabe über besondere Absorptionszellen macht, die sich von den Sekretionszellen (mit orangegefärbten Tropfen) unterschieden, findet verfüttertes, im Darm gelöstes Carmin, bei Capitella in den „Magendarmzellen" in verschieden großen Bläschen. —

F. Darmbewegung, Darmentleerung, Kot.

Der Darm der Polychäten besitzt wohlentwickelte Eigenmuskulatur (Aphrodite: innen zirkulär, außen longitudinal). Bei Aphrodite geht

[1]) Man beachte, daß die Figur einer Stelle entnommen ist, wo die Zellen des Cökum zottenartig vorragen, d. h. beträchtlich verlängert erscheinen. Andernorts sind die Zellen, wie gesagt, niedrig und nicht „keulenförmig", sondern „cylindrisch".

sie auch auf die Cöka über und bildet daselbst zierliche Netze (Fig. 94). Wir müssen bei dem genannten Objekt, dieser Muskulatur die Preßwirkung des Hauptdarmes, schließlich die Entleerung der Cöka, zurück in den Hauptdarm, (nach stattgehabter Absorption), zuschreiben. Öffnet man den Darm einer, mit Kreide oder Carminpulver gefütterten Aphrodite, einige Zeit nach der Fütterung, so findet man diese Substanzen als Preß- oder Filterrückstand im Hauptdarm, zu einer festen Wurst, oder zu einem Stabe zusammengepreßt, den man in toto herausnehmen kann. Nicht nur der Umstand, daß das entsprechende Pulver durch den Druck der Darmmuskeln zusammengedrückt wurde, erklärt diesen festen Zusammenhalt, sondern es läßt sich (z. B. auf Querschnitten durch den Darm) eine schleimige Hülle um den Kotstab nachweisen. Sie ist vielleicht ein Absonderungsprodukt der Granulazellen des Hauptdarmes, berufen den Hauptdarm vielleicht vor den scharfkantigen Krebspanzern (der normalen Nahrung) zu schützen, vielleicht auch die Kotabgabe zu erleichtern. Der (durch Injektion per os) mit Flüssigkeit überfüllte Hauptdarm, hat die Fähigkeit, unmittelbar einen Teil dieser Flüssigkeit zum Anus in kräftigem Strahle auszustoßen (Jordan l. c.).

Fig. 97.

Aphrodite aculeata. Gewebe des Filterapparates (Teil der Fig. 96 A stärker vergrößert) (nach Jordan aus Biedermann).

Auch bei Capitella wird nach Eisig (Monographie der Capitelliden) der Kot als geformte Ballen abgegeben, analog den Ballen, die zur Weiterbeförderung in den Darm, durch die Flimmern des Ösophagusepithels gebildet wurden.

G. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung.

Als wir bei Regenwürmern den Weg besprachen, den die absorbierte Nahrung in das Körperinnere nimmt, hörten wir, daß auch bei den meisten Polychäten der Darm dergestalt von Blutgefäßen oder gar von einem fast einheitlichen Blutsinus [1]) (innerhalb der bindegewebigen Hülle des Darmes) umgeben ist, daß der Übertritt der Nahrung unmittelbar in dieses Gefäßsystem mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden muß. Anders bei denjenigen Polychäten, denen ein Blutgefäßsystem fehlt, oder bei denen es, wie z. B. bei Aphrodite aculeata äußerst reduziert ist [2]). Nach Eisenfütterung fand ich Eisen zwischen der Muskulatur der Cöka (nach 2mal 24 Stunden stets). Es ist wahrscheinlich, daß es, Muskulatur und Bindegewebe derart durchsetzend, in die Leibeshöhlenflüssigkeit gelangt.

[1]) Einen enorm entwickelten Darmblutsinus, dem (in Ösophagus, „Magen" und Darm) die Epithelzellen ohne Basalmembran unmittelbar aufsitzen, beschreibt Schäppi bei Ophelia radiata (Jenaer Zeitschr., Nat. Bd. 28, 1894, S. 247).

[2]) Selenka, E., Das Gefäßsystem der Aphrodite aculeata L. Niederl. Arch. Zool. Bd. 2, 1873, S. 33.

Bei Capitelliden, denen ein Blutgefäßsystem vollkommen abgeht, beschreibt Eisig eine Eigentümlichkeit der Mitteldarmzellen, offenbar berufen, die Absorpta in die Leibeshöhlenflüssigkeit zu befördern: Die Zellen vermögen nämlich plastische Fortsätze ihrer Basis durch Bindegewebe und Muskularis hindurch, bis ins Cölom zu strecken, das Peritoneum vor sich herschiebend oder es zerreißend (Dasybranchus, Mastobranchus, zuweilen Notomastus, niemals Heteromastus und Capitella). Diese Zellausläufer können, wie es scheint nach Bedarf, ausgestreckt und eingezogen werden; sie treten bei Dasybranchus und Mastobranchus an weiten Strecken des Darmtrakts „in Form eines dichten Zottenkleides" auf, „aber es sind nicht etwa stets dieselben Stellen, sondern je nach den Individuen die allerverschiedensten". „Ich glaube", sagt Eisig, „daß ihnen die Aufgabe obliegt, den im Magendarmepithel gebildeten Chylus (Absorpta) der Periviszeralhöhle, respektive der diese Höhle erfüllenden Hämolymphe zuzuführen, daher auch der von mir gewählte Namen „lymphatische Zelldivertikel" (Fig. 98 l. d). Bei Mastobranchus weist der Darm stellenweise einen Blutsinus auf; soweit er aber reicht, sind Zelldivertikel niemals anzutreffen; ein Grund mehr zur Annahme, die „Divertikel" seien vorhanden, um den, durch das Fehlen der Blutgefäße vergrößerten Weg in die Körpersäfte abzukürzen, für die Absorpta gangbarer zu machen [1]).

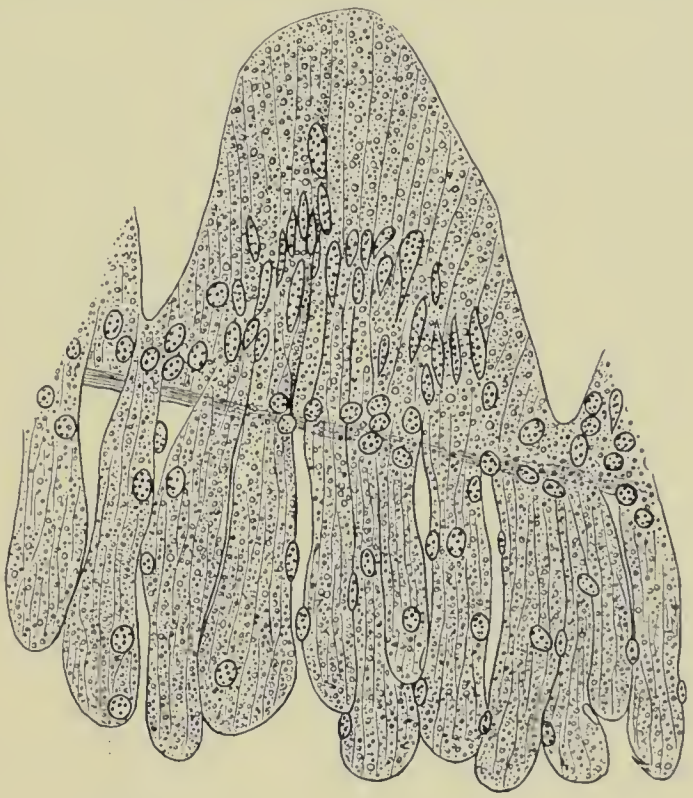


Fig. 98.

Dasybranchus caducus. Teil eines Querschnittes durch den Darm; langgestreckte, keulenförmige Portionen der Zellen durchsetzen, das Peritoneum vor sich ausstülpend, die Darmwand (l. d lymphatische Zelldivertikel) (nach Eisig aus Biedermann).

Brasil[2]) hat nun aber auch bei Lagis korenii, einem mit Darmblutsinus versehenen Polychäten, solche „Divertikel" nachgewiesen, ohne jedoch Eisigs Argumente zu entkräftigen: Sie stellen nämlich hier offenbar eine Verbindung zwischen Darmepithel und Blutsinus her. Diese Gebilde finden sich nicht am ganzen Darm, sondern sie beschränken sich auf die vordersten zwei Drittel des ersten absteigenden Darmschenkels der Würmer. Sie werden von Brasil hauptsächlich für den Transport des Fetts in das Blutgefäßsystem in Anspruch genommen. Abgesehen davon, daß diese Divertikel direkt in den Blutsinus tauchen („viennent se plonger dans le sinus sanguin péri-intestinal") unterscheiden die Divertikel bei Lagis sich von denen bei Capitelliden dadurch, daß sie feste,

[1]) Eisig, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Nr. 16, 1887, S. 443, 698 etc.

[2]) Brasil, Arch. Zool. expér. (4) T. 2, 1904, p. 91.

absolut lokalisierte Bildungen sind: je kleine Gruppen von höchstens 10 Epithelzellfortsätzen[1]).

Chloragogenkörner.

In verschiedenen Körperzellen der Polychäten finden sich gefärbte Konkremente, denen man den Namen Chloragogenkörner gegeben hat, und die man als Exkretstoffe auffaßt (Eisig wies in den Chloragogenkörnern der Nephridien von Capitelliden mit Wahrscheinlichkeit Guanin nach). Th. Schaeppi[2]) fand in den Elementen des Peritoneums, der Nephridien und des intrasinuösen Bindegewebes von Ophelia radiata „Chloragogenkörner", in denen sich mikrochemisch und qualitativ analytisch Guanin nachweisen ließ. Hingegen in den braunen, braungelben bis grünlichen „Chloragogenkörnern" der Lymphzellen, der Blutzellen und des Darmepithels (hier verschiedene Arten von Körnern, besonders in Ösophagus und Magen) vermißt Schaeppi Guanin. Diese Granula, unlöslich in Alkalien, Äther und Alkohol, widerstandsfähig gegen Mineralsäuren und konzentrisch geschichtet, deutet er als chitinartige Substanz. In Anlehnung an Eisig (Monographie) glaubt er, es mit stickstoffhaltigen Ausscheidungsprodukten zu tun zu haben, der Darm sei daher als „Harndarm" anzusehen. Ich erwähnte diese Körner in diesem Zusammenhang, da ihre exkretive Funktion (auch bei Capitelliden) keineswegs feststeht, und es nicht ganz auszuschliessen ist, daß es sich um Assimilate handelt.

H. Reservestoffe bei den Polychäten.

Meines Wissens macht nur Brasil Angaben über Reservestoffe und zwar in den Darmzellen von Lagis korenii. Angaben, die freilich wieder so wesentlich von den uns gewohnten Verhältnissen abweichen, daß Nachprüfung sehr erwünscht wäre.

Brasil vermißt jegliches Glykogen.

Fett hingegen konnte er in beträchtlicheren Mengen nachweisen. Zunächst in denjenigen Zellen, die der Fettresorption dienen, wie wir hörten, im ersten absteigenden Darmschenkel. Das sind z. B. diejenigen Zellen, die durch Divertikel unmittelbar mit dem Darmblutsinus verbunden sind. In diesen Elementen jedoch bleibt das Fett nur vorübergehend. Hingegen sollen die Fermentzellen ein Fett speichern, das sie nicht aus dem Darm, sondern aus dem Blute erhalten, Zellen also, von denen ein Teil gezwungen wäre, jeweilig die Reserven wieder abzugeben, wenn zum Zwecke der Sekretbefreiung die Abschnürung erfolgt.

Die platten Absorptionszellen des Endabschnittes des Mitteldarms (zweiter absteigender Ast), sollen wiederum keinerlei Reserven enthalten.

3. Die Hirudineen.

A. Die Lebensweise und die Nahrung.

Die Unterklasse der Hirudineen umfaßt vorwiegend exoparasitische Formen, die größtenteils im Wasser leben und hierbei das süße Wasser bevorzugen. Die Parasiten heften sich vorübergehend an ihrem Opfer

[1]) Bei der Häufigkeit der Vertreter der Familie der Amphicteniden (Sedentaria) insbesondere von Pectinaria auricoma, wäre Nachuntersuchung aller der von Brasil mitgeteilten interessanten Angaben sicherlich nicht schwierig und sehr erwünscht.

[2]) Schaeppi, Jenaer Zeitschr. Nat. Bd. 28, 1894, S. 247.

fest und saugen dessen Körpersäfte; die Nichtparasiten sind Räuber. Wir werden uns vornehmlich mit dem (parasitischen) gemeinen Blutegel beschäftigen (Hirudo medicinalis). Er „hält sich am liebsten in pflanzenbewachsenen Sümpfen, Teichen, Seen und Bächen mit lehmigem oder tonigem Boden auf, . . . lebt in der Jugend besonders vom Blute kaltblütiger, erwachsen aber vom Blute warmblütiger Wirbeltiere" (Ludwig-Leunis). Allgemein bekannt ist die medizinische Verwendung des Blutegels zur Blutentziehung (Züchtung dieser Tiere), die mit der enormen Menge Blut zusammenhängt, die ein solcher Egel bei einer Mahlzeit aufnehmen kann (das 6—7fache seines Körpergewichts, nach Spieß), eine Menge, die ihn hinterher lange befähigt, jede Nahrung zu entbehren. — Neben dem Blutegel werden wir uns kurz und vergleichsweise mit dem sog. unechten Pferdeegel Haemopis sanguisuga), beschäftigen. Er hält sich fast stets im Wasser auf, lebt von Regen- und anderen Würmern, Schnecken, Insektenlarven und kleineren Fischen. —

B. Nahrungserwerb und Nahrungsaufnahme bei Hirudo medicinalis[1]).

1. Hirudo besitzt am Vorder- und Hinterende je einen **Haftapparat.** Der hintere Haftapparat ist ein echter Saugnapf, der ganz ähnlich gebaut ist und in gleicher Weise wirkt, wie die Saugnäpfe der Trematoden (siehe auch den Abschnitt über Lokomotion etc.). Der vordere Haftapparat (Fig. 99) unterscheidet sich auch nicht allzu wesentlich von einem Saugnapf. Er ist allerdings nicht rein napf- oder glockenförmig[2]), sondern er stellt eine, von zwei Lippen umstellte Vertiefung dar. Diese Lippen, die sich übrigens wenig voneinander absetzen, zeigen die nämliche Muskelanordnung wie die Wand eines Saugnapfes: Meridionale (längs), äquatoriale (zirkulär) und radiäre Fasern lassen sich unterscheiden. Läßt man den Mundnapf sich auf einer berußten Glasplatte festsaugen, so beobachtet man, wie die Lippenränder sich allmählich fester und fester andrücken, bis sie zusammen einen kreisförmigen Abdruck geben. Nun weichen die Lippenränder auseinander, bis sich der ganze Napf flächenhaft andrückt. Dann treten die Radiärmuskeln in Wirksamkeit, den Napfraum vergrößernd, Saugwirkung ausübend[3]).

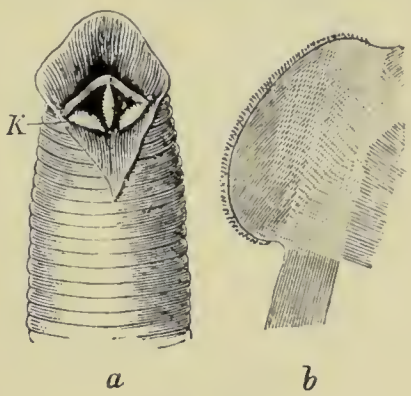


Fig. 99.

Hirudo medicinalis (nach Leuckart), a vorderes Ende mit ventral geschlitzter Mundhöhle, um die Kiefer (K) zu zeigen, b ein einzelner Kiefer mit seinen Muskeln, stark vergrößert (aus Hertwig).

2. Mund und Kiefer (Leuckart l. c.). (Figg. 99, 100,) Im vorderen Haftapparat befindet sich der kleine Mund, an den sich unmittelbar der

[1]) Leuckart, R., Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, Aufl. 2, Bd. 1, 1. Leipzig 1879/86. Bezüglich der Nahrungsaufnahme bei anderen Hirudineen vgl. Keysserlitz G., Arch. Protistenk. Bd. 7, 1906, für Pisciecola und Kowalewsky, A., Mém. Acad. St. Pétersbourg (8) T. 11, 1901 für Haementaria eostata.

[2]) Bei den Fischegeln ist auch der Mundhaftapparat ein glockenförmiger Saugnapf.

[3]) Carlet, C. R. Acad. Sc. Paris T. 96, 1883, p. 448.

Pharynx anschließt. Dieser letztere trägt, ähnlich wie wir das bei manchen Borstenwürmern sahen, chitinöse Gebilde, die bei der Nahrungsaufnahme eine sehr wichtige Rolle spielen. Hier sind es nun freilich nicht, wie bei den Polychäten, Chitinhaken, sondern dem Pharynx sitzen vorn drei eigentümliche Verdickungen auf. Man denke sich drei Wülste, welche hauptsächlich durch Teile der, über den Rand vortretenden Pharynxlängsmuskulatur gebildet werden: einen dorsalen und zwei ventrale. Die Wülste haben die Form je einer halben Linse, die mit der halbierenden „Schnittfläche" dem Pharynx aufsitzt, während der eigentliche Linsenkörper frei in den Mundraum ragt, und die scharfe chitinisierte und bezahnte Linsenkante als Schneideapparat fungiert. Diese „Kiefer" ragen etwa 1,5 mm frei vor. An der Basis sind sie so breit, daß sie den Pharynxeingang in der Ruhelage abzuschließen imstande sind.

Zu der Hauptmuskulatur (Längsmuskulatur des Pharynx) gesellen sich noch kontraktile Züge, die sich von der Leibeswand loslösen, und in verschiedener Höhe in die Kiefer eindringen. Sie sind die Antagonisten der vom Pharynx gelieferten Muskulatur. Diese nämlich wirken gleich Adduktoren, die Kiefer einander nähernd, so daß sie von außen vorn, nach hinten innen schlagen. Jene an der Leibeswand befestigten Muskelzüge sind die Abduktoren, sie entfernen die Kiefer voneinander und bewegen sie von innen hinten, nach außen vorn. Die Linsenkanten, wie angedeutet, chitinisiert und mit verkalkten Zähnen versehen, führen, dergestalt oscillierend, rotierende Bewegungen, im Sinne einer Kreissäge aus, die man etwa um 45° je hin- und herdrehte. Und zwar vermögen diese Kiefer bei Hirudo zwei Schläge in der Sekunde auszuführen. So entsteht in kurzer Zeit in der angebohrten Wirtshaut eine beträchtliche, stark blutende Wunde, in Form dreier Linien, die von einem Punkte ausstrahlen.

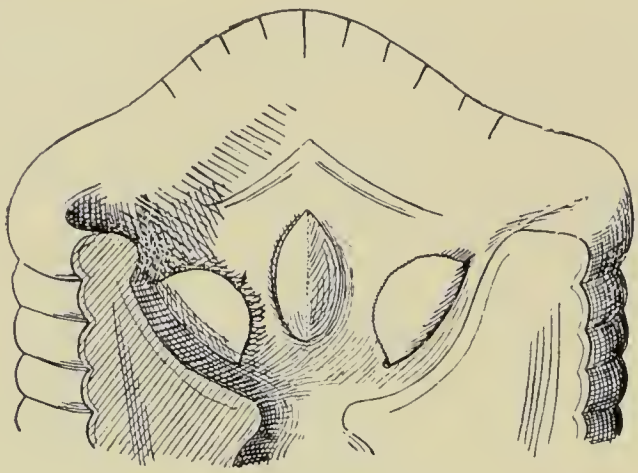


Fig. 100.

Vorderende des Blutegels (Hirudo medicinalis L.) von der Bauchseite her aufgeschnitten, um die Kiefer zu zeigen (nach Pfurtscheller aus Hesse-Doflein).

3. Der Pharynx. (Fig. 103, o.) Das Blut der Wunde wird durch einen typischen „Pharynx bulbosus" gesogen, eine im 4.—7. Segment gelegene muskulöse Verdickung des Vorderdarmes. Wir finden in und an ihm longitudinale, zirkuläre und radiäre Muskulatur. Die letztere strahlt nach der Leibeswand zu aus und gewinnt hierdurch (gleich den Kieferabduktoren) einen festen Anheftepunkt, der sie in die Lage versetzt, durch Erweitern des Pharynx, beim Saugen die Hauptrolle zu spielen. Ihr antagonistisch wirkt in bekannter Weise die Ringmuskulatur[1]). Die Fortbewegung des

[1]) Nach Carlet (C. R. Acad. Sc. Paris T. 96, 1883, p. 1439) sollen die Kiefer durch Bewegungen in der Längsachse sich gleichfalls am Saugakte beteiligen. — Bei den Rüsselegeln, denen Kiefer fehlen, geschieht Nahrungsfang und -Aufnahme durch einen Rüssel, den man mit dem Rüssel (Pharynx plicatus) der Trieladen vergleichen könnte: Eine Ringfalte des Schlundes, die im Vorderteil dieses Organs, als in einer Pharynxtasche oder Rüsselscheide liegt. Das vorstoßbare Organ soll die Haut von Fischen etc. zu durchbohren imstande sein.

Blutes in den Darm geschieht dadurch, daß die aus dem Gesagten ersichtlichen Pumpbewegungen peristaltisch von vorn nach hinten verlaufen.

4. Die Vorderdarmdrüsen (Speicheldrüsen, Brandt, Halsdrüsen v. Apáthy, Glandule perifaringee, Bertelli) (Fig. 101 A, sp).

Würde sich der Saugmechanismus von Hirudo auf das Dargetane beschränken, so würde Gerinnung des Blutes die Nahrungsquelle sehr bald zum Versiegen bringen. Das wird nun durch ein Sekret verhindert,

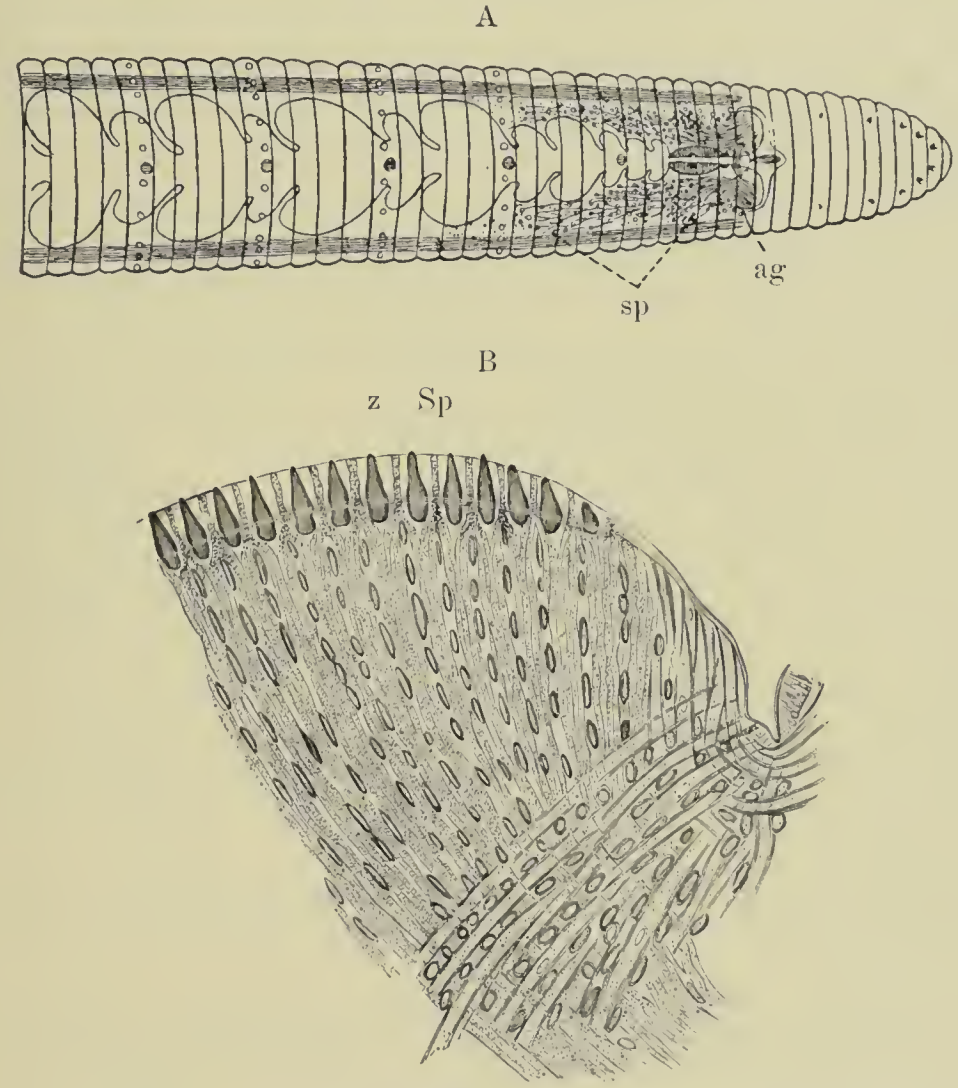


Fig. 101.

A Hirudo med. Vorderende mit dem Pharynx, dem Darm und den seitlich davon gelegenen Hals-(Speichel-)Drüsen (sp), ag Ausführungsgänge (nach v. Apáthy, aus Biedermann). B Äußere Kieferhälfte von Hirudo mit Zähnen (z), und den, zwischen ihnen mündenden Speichelgängen (Sp) Vergr. 100 fach (nach Leuckart).

welches sogenannten „Speicheldrüsen" entstammt. Diese einzelligen, flaschenförmigen Gebilde befinden sich zwischen den radiären Pharynxmuskeln, auf ihrer extrapharyngealen Strecke, innerhalb des 7.—9. Segments, „in den Somiten des Präclitellums" [1]).

Die Ausführgänge (Hälse) der flaschenförmigen Drüsenzellen münden teils auf den Lippen („Lippendrüsen"), teils treten sie (Fig. 101 B)

[1]) v. Apáthy, Stephan, Biol. Zentralbl. Bd. 18, 1898, S. 217. Es sind das die eigentlichen Halssomiten, die auf den Mundsaugnapf folgen „und dicht vor dem eigentlichen Gürtel (Clitellum) liegen". — (Die Zahl der Somiten nach Apáthys Verfahren gezählt.)

zugleich mit den Abduktoren, in das Innere der Kiefer ein. Nachdem sich je mehrere Hälse zu einem gemeinsamen Gange vereinigt haben, münden sie, das Chitin durchbohrend, auf der Kieferschneide, je zwischen zwei Zähnen[1]).

a) Das Sekret der Halsdrüsen. Wie angedeutet dient das Sekret der Halsdrüsen dazu, das zu saugende Blut ungerinnbar zu machen[2]).

Die genaueste Kenntnis über diese Substanz (Hirudin) verdanken wir neben A. Ledoux[3]), K. Jacobj und seinen Schülern[4]). Ledoux war es gelungen, aus Egelköpfen einen Extrakt zu gewinnen, der zum mindesten schon sehr eiweißarm, wenn auch noch immer nicht frei von Pigment war („Hämophilin"); Jacobj mit seinen Schülern aber stellte aus „Schlundringpräparaten"[5]) einen Extrakt her („Hirudin"), der in bezug auf Reinheit nichts zu wünschen übrig läßt[6]). Dieses Hirudin zeigt im wesentlichen folgende Eigenschaften (Franz, Bodong): Es ist in Wasser leicht löslich, nicht aber in Alkohol und Äther. Mit Alkohol ist es fällbar, nicht aber koagulierbar. Durch Ammonsulfat ist es aussalzbar (also kein Pepton!), nicht aber mit Kochsalz, und zwar auch beim Kochen nicht. Es ist also keine primäre Albumose im Sinne Neumeisters. Dagegen kann man die Substanz, in, mit Kochsalz gesättigter Lösung, mit Essigsäure fällen (Deuteroalbumose): Die Reaktionen genuiner Eiweiße gibt das Hirudin nicht, es verhält sich den Reagentien gegenüber wie eine Albumose[7]), die den Peptonen sehr nahe steht, durch Säureeinfluß wohl auch in Pepton umgesetzt wird (Zunahme der Dialysierbarkeit).

b) Die Wirkung des Hirudins. Die Hauptwirkung des Hirudins ist, Blut (untersucht wurde stets Säugetierblut) ungerinnbar zu machen, beliebig ob man den Extrakt dem Blute im Reagenzglase zusetzt oder aber, ihn in die Blutgefäße des lebenden Tieres einspritzt[8]).

Die Wirkung quantitativ festgestellt. Den wirksamsten Extrakt dürfte bisher Bodong hergestellt haben (l. c. S. 249): Ausbeute pro Egelkopf, 0,0078 g Trockensubstanz. Hiervon erhalten 0,001 g, 30 ccm Blut 48 Stunden lang ungerinnbar.

(Ein Egelkopf liefert ein Quantum Extrakt, hinreichend 240 ccm Blut 48 Stunden lang ungerinnbar zu erhalten.)

---

[1]) Später (Ber. Verh. Ges. Leipzig, 1893, S. 556) beschreibt Leuckart den Verlauf der Gänge etwas abweichend. Kollektivgänge sollen bis unter je einen Zahn führen, sich dann in zwei Gänge teilen, die je rechts und links von einem Zahne münden. Pincus, gen. Paul Oppler, Feinere Anatomie der im Kopf und Halsteile von Hirudo vorkommenden Drüsen, Inaug.-Diss. phil. Fak. Bern 1904, gibt sogar an, daß die Ausführgänge die Zähne durchbohren und an ihrer Spitze münden.

[2]) Entdeckt von Haycraft, J. B., Arch. exper. Pathol. Pharmakol. Bd. 18, 1884, S. 209.

[3]) Ledoux, Arch. Biol. T. 14, 1896, p. 63.

[4]) Jacobj, Karl und Andreas Bodong, Deutsche med. Wochenschr., Jahrg. 30 1904, S. 1786; Franz, Fr., Arch. exper. Pathol. Pharmakol. Bd. 49, 1903, S. 342; Bodong, A., ibid. Bd. 52, 1905, S. 342.

[5]) Pharynx mit allen anhaftenden Drüsen.

[6]) Bodong, l. c. 1905 verfährt wie folgt: Extraktion mit Kochsalzlösung, Fällung bei 100° mit etwas Säure, Dialyse (Entfernen der Salze), Behandlung mit gut ausgewaschenem Talk zur Entfernung des Pigments (mit Kohle war dies mehreren Autoren mißlungen). Trotz dieser Verfahren erwies sich der Extrakt, bezüglich seiner Wirksamkeit als vollwertig. Franz, der einen nahezu reinen, vollwertigen Extrakt erzielt hat, vermochte hiervon pro Egelkopf 0,008 g Trockensubstanz herzustellen, Bodong 0,0078 g.

[7]) Doch ist die Hirudinwirkung in keiner Weise derjenigen des Peptons auf Blutgerinnung, zu vergleichen, oder jene auf diese zurückzuführen! (Bodong S. 251).

[8]) Subkutane und intraperitoneale Injektion ist wirkungslos.

Die Art der Wirkung. Hirudin ist kein Ferment; es verträgt nach übereinstimmender Angabe der Autoren Siedehitze[1]); ferner wirkt es — wie angedeutet — quantitativ (im Gegensatze zu Fermenten).

Bekanntlich wird bei der Blutgerinnung ein Globulin, das sog. Fibrinogen durch ein Ferment (Thrombin), unter Mithilfe von Kalksalzen, in einen wasserunlöslichen Eiweißkörper (Fibrin) verwandelt. Auf welchen dieser drei Faktoren: Fibrinogen, Thrombin, oder Salze, wirkt das Hirudin? Bodong dachte an das Fibrinogen, Ledoux (l. c. S. 84) vermochte es jedoch wahrscheinlich zu machen, daß das „Hämophilin“ (Hirudin) die Wirkungsentfaltung des Thrombins verhindere. Setzt man nämlich dem Hirudinblut[2]) Fibrinferment hinzu, so erzielt oder beschleunigt man die Gerinnung. Das Fibrinogen hingegen ist im Hirudinblute unversehrt. Man kann es aussalzen, durch Dialyse wieder auflösen und es dann durch einen Tropfen normalen Blutes zur Gerinnung bringen. Weder zugesetztes Fibrinogen noch Kalksalze[3]) üben einen Einfluß auf Hirudinblut aus. Nach Ledoux soll Hirudin auch die Fäulnis des Blutes hintanhalten; die Formelemente bewahren im Hirudinblute gut ihr Aussehen. Auf die Agglutination der Blutplättchen (die sich bei Blutgerinnung beobachten läßt) übt Hirudin keinerlei Einfluß aus[4]).

Fig. 102.

Hirudo medicinalis. a Speicheldrüsenzelle im Ruhezustand (Hungertier) mit grober Wabenstruktur, b im tätigen Zustande, ag Ausführgang, gr Fermentgranula, m Membran (nach Spieß aus Biedermann).

Derartige blutgerinnungshemmende Sekretionen dürften bei Blutsaugern (an Wirbeltieren) recht verbreitet sein (siehe z. B. Ixodes, aber auch die Mücken, wo ganz andere Verhältnisse vorzuliegen scheinen).

Bei Haemopis sanguisuga und Nephelis, die kein Blut saugen, sondern als Räuber ihr Leben fristen, sind nichtsdestoweniger Halsdrüsen vorhanden, wenn auch weniger ausgebildet als beim Blutegel (Leuckart l. c. S. 636). Wie zu erwarten, enthält der Kopf solcher räuberischer Hirudineen kein Hirudin (Jacobj und Bodong, Bodong l. c. S. 244, am „Pferdeegel“; es ist wohl Haemopis sanguisuga gemeint). Was die Halsdrüsen bei den Räubern zu bedeuten haben, läßt sich nicht sagen. Vielleicht

[1]) Nach Franz beeinträchtigt Siedehitze die Wirksamkeit auf die Dauer doch um ein Weniges.

[2]) So wollen wir ein Gemisch von Säugetierblut und Hirudin nennen.

[3]) Hammarsten, O., Lehrbuch der physiol. Chem. Wiesbaden 1904, Aufl. 5, S. 194. Auch das Proferment des Thrombins (Prothrombin) bringt Hirudinblut zur Gerinnung. Siehe zu alledem auch Doyon, Morel et Policard, Rapprochement entre deux agents anticoagulants: l'antithrombine hépatique et l'hirudine. C. R. Soc. Biol. 1911, Nr. 1 (T. 70), p. 615.

[4]) Loeb, Leo., Arch. path. Anat. Bd. 185, 1906, S. 160.

bereiten sie irgend ein Verdauungsferment. Die Bereitung eines solchen Fermentes wird übrigens, wie wir im Abschnitt über Mitteldarmverdauung sehen werden, auch für die Halsdrüsen von Hirudo behauptet.

c) Die Sekretion des Hirudins. Das Sekret entsteht im eiförmig aufgetriebenen Teil der Drüsenzellen in Gestalt feiner Granula; auch in den Ausführgängen lassen sich die Körner noch als solche nachweisen (Fig. 102 gr). In Wasser (Blut) und verdünnter Säure sind sie löslich. Die Bildung dieser etwa 1 μ großen Granula erfolgt durchaus kontinuierlich (d. h. unabhängig von einem Reiz); langsam wandern sie durch den Zellhals der Mündung zu.

Fig. 103.

Darm von Hirudo medicinalis (nach Hatschek). o Ösophagus (Pharynx), sc Schleifenkanäle, d Magenblindsäcke, bei d' vom Rücken aus geöffnet, dg, lg dorsales, laterales Blutgefäß, b die beiden letzten Blindsäcke, a Enddarm mit After (aus Hertwig).

Während Apáthy[1]) einen quantitativen Einfluß von Ernährung, Alter der Tiere, oder Jahreszeit auf die Sekretion mit Hilfe des Mikroskops nicht nachweisen konnte, stellte Bodong[2]) fest, daß die Wirksamkeit des Blutegelextraktes solchen Einflüssen recht wohl zugänglich sei: Halbjähriges Hungern (Januar bis Juli) setzt die Wirksamkeit herab, und im Herbst produzieren die Tiere einen, im ganzen kräftigeren Saft, als im Frühjahr. Auch der Saugakt hat seinen Einfluß auf die Sekretabgabe: Die Drüsen liegen zwischen den radiären Pharynxmuskeln, wie wir hörten; es ist anzunehmen, daß die Arbeit dieser Muskeln mechanisch die Entleerung des Sekrets befördert[3]).

Das Sekret dürfte teilweise in Form von Granula entleert werden, und sich im Blute erst lösen (wir hörten, daß die Granula sich noch in den Drüsenhälsen nachweisen lassen), doch quellen nach Apáthy die Körner zum Teil schon in den Drüsen und „fließen miteinander zusammen".

C. Der Mitteldarm und seine Leistungen.

1. Der „Magen" hat keine verdauende Funktion.

Der auf den Pharynx folgende Darmabschnitt, ist der Magen, der zwei Drittel der Länge des Tieres einnimmt (Fig. 103). Dieser Magen treibt elf taschenartige Erweiterungen (d), an die sich je ein Paar segmental angeordneter seitlicher Cöka ansetzen, die vorn klein, fast rudimentär sind, nach hinten zu aber immer größer werden, bis schließlich das letzte (hinterste) Paar eine beträchtliche Länge erreicht, und nach kurzem seitlichem Verlaufe nach hinten umbiegt, dem Enddarme nunmehr parallel verlaufend (Fig. 103 b). Diese Taschen und Cöka haben

[1]) v. Apáthy, Biol. Zentralbl. Bd. 18, 1898, S. 217.
[2]) Bodong, Arch. exper. Path. Bd. 52, 1905, S. 342.
[3]) Spieß, Camille, Rev. Suisse Zool. T. 11, 1903, p. 151; s. auch Fig. 102.

funktionell nichts mit den ähnlichen Gebilden zu tun, die wir bei Aphrodite kennen lernten. Es scheint, daß die Gesamtanordnung des „Magens" von Hirudo lediglich dazu angetan ist, die Aufnahme außerordentlich großer Mengen Nahrung zu ermöglichen, und diese Nahrung lange zu speichern, damit die einmal gründlich ausgenützte Gelegenheit, einem Wirtstiere Blut zu entziehen, den Parasiten befähigt, geraume Zeit leben zu können, ohne auf eine neuerliche Nahrungsgelegenheit angewiesen zu sein. In der Tat vermag (nach Spieß) der Magen von Hirudo eine Menge Blut aufzunehmen die dem 6—7fachen [1]) des Körpergewichts unserer Hirudo gleich sein soll. Das aufgenommene Blut wird daher im Magen nicht einer energischen Verdauung ausgesetzt, sondern mehr oder weniger unverändert aufbewahrt. W. Stirling und Ph. S. Brito [2]) fanden, daß sich im Egelmagen aufgenommenes Froschblut nach vier Tagen gar nicht verändert hatte. Nach 14 Tagen erschien es dunkelrot, von gallertiger Konsistenz. Viele rote Blutkörperchen waren noch völlig unverändert, während einige die ersten Anzeichen einer Alteration aufwiesen. Die weißen Blutkörperchen waren gleichfalls wohl erhalten. In der Flüssigkeit fanden sich Hämoglobinkrystalle. Nach einem Monate war der Prozeß kaum weiter vorgeschritten. Quergestreifte Muskelfasern, die beim Sägen der Wunde offenbar mit verschluckt worden waren, zeigten sich nach einem Monate völlig unverändert.

Eine 98 Tage nach der Mahlzeit entnommene Blutprobe ließ intakte rote Blutkörperchen nicht mehr erkennen; ihre Kerne jedoch und die weißen Blutzellen, sowie wiederum quergestreifte Muskelfasern waren völlig unversehrt. Das Blut war halbflüssig und zeigte weder Tendenz zu gerinnen, noch zu faulen (Wirkung des „Speichels").

Ebenso widerstandsfähig erwiesen sich menschliche Blutkörperchen. Die genannten Autoren fanden noch 15 Monate nach der Mahlzeit unveränderte Blutkörperchen im Magen von Hirudo. Das Hämoglobin war aus den Körperchen ausgetreten, einzelne weiße Blutkörperchen und sehr viele Hämoglobinkrystalle waren vorhanden [3]). — Auch unverdauliches Pulver braucht 30—40 Tage, um den Darmtrakt von Hirudo zu durchwandern und durch den After entleert zu werden. Zu ganz gleichem Resultat kommt A. Pütter [4]), der noch nach 2—4 Monaten findet, daß das Bluteiweiß des Mageninhalts seine Koagulabilität beim Kochen nicht eingebüßt hat. Verdauungsprodukte, welche trotz Siedehitze gelöst bleiben, sind nicht vorhanden. Im ganzen sind 200 Tage auf die Verarbeitung der aufgenommenen Blutmenge zu rechnen [5]).

[1]) Nach Pütter das 5—10fache (Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 6, 1907, S. 217).

[2]) Stirling und Brito, Journ. Anat. Physiol. Vol. 16, 1882, p. 446.

[3]) Narbel, Arch. Sc. phys. nat. Genève (4) T. 19, 1905, p. 609, fand Blutegel 7½ Monate nach der Mahlzeit noch annähernd ebenso aufgeschwollen, wie solche, die sich unmittelbar vorher vollgesogen hatten. Jene weigerten auch jedwede weitere Nahrungsaufnahme.

[4]) Pütter, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 6, 1907, S. 217 (Bd. 7, 1907, S. 16). Siehe auch den Abschnitt über Stoffwechsel.

[5]) In einem gewissen Gegensatz hierzu stehen die Angaben von Spieß (Rev. Suisse Zool. T. 11, 1903, p. 151), denen zufolge rohes, in den „Magen" aufgenommenes Eiweiß nach einiger Zeit (einmal sogar schon nach 15 Tagen) seine Gerinnbarkeit beim Kochen verliert, mit Ammonsulfat allerdings aussalzbar bleibt (Albumosen?). Spieß glaubt diese Erscheinung einem Ferment zuschreiben zu müssen, das er in den Halsdrüsen nachgewiesen haben will, deren Extrakt Fibrin (nicht aber gekochtes Eiweiß), und zwar nur bei saurer Reaktion, aufzulösen imstande sein soll. Es ist aber, glaube ich, nicht sehr wahrscheinlich, daß das Blut, dessen Verhalten wir oben kennen lernten, mit einem proteolytischen Ferment untermischt gewesen sei.

Nach alledem dürfte der „Magen" von Hirudo [1]) nur als Reservoir, nicht als Verdauungsorgan anzusehen sein. Zunächst scheint ihm in der Tat jedwede Fermentsekretion zu fehlen. Keinerlei Drüsenzellen lassen sich im „Magen" (mit seinen Anhängen) nachweisen [2]); eine einzige Zellgattung ist vorhanden, die Schneider (Lehrbuch) für „Nähr-(Resorptions-)Zellen", Spieß für Schleimzellen hält, die aber vielleicht keinerlei ausgesprochene Funktion haben. Resorption findet offenbar nur dem Wasser des Blutes gegenüber statt (Pütter), da nach 35 Tagen das aufgenommene Blut wesentlich wasserärmer war, als zu Beginn. Das tiefschwarzrote Blut, von sirupöser Konsistenz (ungeronnen natürlich) hatte 27,2 % Trockensubstanz und übertraf damit die Körpersubstanz des Blutegels (21—22 %), so daß ein aktiver Wassertransport durch die Zellen der Magenwand hat stattfinden müssen. Damit dürfte aber auch die absorptive Leistung des Magens erschöpft sein. Auch Phagocytose, an die man bei Abwesenheit nachweislicher Magenverdauung immerhin noch denken könnte, findet von seiten der Magenepithelzellen nicht statt (Kowalewsky bei Haementaria costata, Spieß beim Blutegel).

2. Der Darm. Mit einem trichterförmigen Ende mündet der Magen in den eigentlichen Darm (Fig. 103). Auf einen Sphinkter („Pylorikalsphinkter") folgt der dünne, 3,5 cm lange Darm, der mit einigen unbedeutenden Auftreibungen versehen ist, und der durch ein kurzes, erweitertes Rektum (a) in den After (oberhalb des hinteren Saugnapfes) übergeht. Die Darmwand ragt in spiralförmigen Falten in das Lumen vor, eine Einrichtung, die wohl zur Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche dient (Spieß). Hier ist wahrscheinlich der einzige (oder wichtigste) Ort der Verdauung und wohl sicherlich der einzige Ort der Absorption.

Die Fermente. Über die Verdauungsfermente sind wir wenig unterrichtet. Die Reaktion (Lackmus) ist im Magen anfänglich alkalisch, wird aber nach 24 Stunden sauer (Spieß). Bei Clepsine complanata soll der Magen mit seinen 6 Divertikeln auf Lackmus sauer reagieren [3]). Auch bei Haementaria costata (Kowalewsky l. c. Mém. Acad. St. Pétersbourg 1901) tritt nach Fütterung saure Reaktion ein. Im Darm hingegen herrscht — so scheint es — alkalische Reaktion (Kowalewsky bei Clepsine und Haementaria). Erst im kurzen Rectum soll wieder saure Reaktion auftreten (Clepsine). L. Fredericq [4]) gewann aus Haemopis vorax einen Extrakt, der Eiweiß bei alkalischer, nicht aber bei saurer Reaktion verdaut, und neuerdings fanden E. Abderhalden und R. Heise bei Hirudo ein peptolytisches Ferment, das imstande ist aus dem tyrosinreichen Seiden-

[1]) Der Magen von Haementaria soll auch in erster Linie ein Reservoir sein, doch findet hier, wie es scheint, schon Verdauung statt (Kowalewsky, A., Mém. Acad. St. Pétersbourg (8) T. 11, 1901). Auch bei Piscicola wird das Fischblut schon im Magen verdaut (Keysserlitz, G., Arch. Protistenk. Bd. 7, 1906 u. Biedermann).

[2]) Nach Keysserlitz produziert der Magen von Piscicola hauptsächlich in den hinteren Partien ein helles Sekret, „das in dünner Schicht die sezernierenden Zellen überzieht und in Form kleiner, schnell zerfließender Körnchen im Nahrungsbrei sich verteilt". (Diese Dinge lassen sich an jungen, gequetschten Egeln infolge ihrer Pigmentarmut, im Leben unter dem Mikroskop beobachten. Vergleiche auch das am Schluß über räuberische Formen (Haemopis sanguisuga) Gesagte.

[3]) Kowalewsky, A., C. R. Acad. Sc. Paris T. 122, 1896, p. 165 u. a. O. Man beachte, daß Clepsine ein Räuber ist, der mit seinem Rüssel vorwiegend Schnecken aussaugt. Hier dürfte wohl auch der Magen zur Verdauung dienen. Ob die Reaktion durch freie Säure oder saure Salze verursacht wird, erfahren wir nicht. So haben wir keinen Grund, an Proteolyse mit freier Säure zu glauben.

[4]) Fredericq, Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391.

pepton „Roche" Tyrosin abzuspalten. Leider fehlen Angaben über den, das Ferment bildenden Darmteil [1]).

D. Die Sekretion. Die Darmzellen sind (bei Hirudo) höher als die Magenzellen und enthalten Granula, die sich mit Eosin lebhaft färben, und deren Ausstoßung aus den Zellen (Sekretion) Spieß beobachtet hat (l. c. Taf. 6 Fig. 8). Die Zellen weisen weder Membran noch Cilien auf, und können ohne weiteres ihren Inhalt in den Darm entleeren.

E. Die Absorption. Besondere Absorptionszellen sind im Darm von Hirudo bislang nicht beschrieben worden. Nur soviel können wir erschließen, daß der Darm in der Tat resorbiert. Hierfür sprechen, neben dem Vorhandensein der erwähnten „Spiralfalte", die zahlreichen Blutgefäße, die sich hier, im Gegensatze zum Magen, finden [2]). —

F. Der Kot enthält weder freies Alkali noch freie Säure (Spieß). Formelemente des Blutes sind in ihm nicht nachzuweisen, nicht einmal Elemente der zerfallenen Blutkörperchen. —

Hirudo medicinalis — wir beschränken uns auch hier auf die eine Art — zeigt also mit dem „Magen" eine wohl einzigartige Anpassung an das Leben des gelegentlichen Parasiten, der — wie oben angedeutet — von seltenen aber ausgiebigen Mahlzeiten sein Leben fristen muß: Im geräumigen Magen bildet das unverdaute, durch den Speichel nicht nur vor Gerinnung, sondern auch vor Verderbnis (und vielleicht durch Antifermente gegen die eigenen, oder Spuren der Darmfermente) geschützte Blut eine Art Reserve, wie sie sonst nur nach stattgehabter Verdauung und Absorption, in den Geweben gespeichert wird. Wir müssen annehmen, daß, je nach Bedarf, kleine Mengen dieser, auch durch Wasserabsorption konzentrierten Nahrung, in den Darm übertreten (Erschlaffung des Pylorikalsphinkters), daselbst verdaut und resorbiert werden. Bei den sozialen Hymenopteren finden wir Einrichtungen, die weitläufig an die skizzierten Verhältnisse erinnern. Ein Blutegel vermag nun in der Tat, wie Spieß angibt, auf Grund dieser Einrichtung 2½ Jahr, nach reichlicher Mahlzeit zu hungern.

Diese Einrichtungen am Blutegel gewinnen an Interesse, wenn wir sie mit denjenigen an räuberischen Hirudineen vergleichen. Die Unterschiede bezüglich der Organe der Nahrungsaufnahme (siehe oben) sollen uns hier nicht mehr beschäftigen. An dem Teile des Darms von Aulastoma gulo Moq.-Tand (= Haemopis sanguisuga), der der Lage nach mit dem „Magen" von Hirudo korrespondiert, fehlen echte Blindschläuche. Nephelis gar hat einen rein cylindrischen Darm. Was den histologischen Bau betrifft, so nähern sich die räuberischen Formen (Aulastoma, Nephelis, Clepsine), den Verhältnissen, die wir bei anderen Anneliden kennen lernten in auffälliger Weise: Die Zellen tragen Cilien, und es finden sich schon im Hauptabschnitt des Mitteldarms (dem Magen von Hirudo entsprechend) typische Fermentzellen. So bei Aulastoma gulo nach

[1]) Abderhalden und Heise, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 62, 1909, S. 136. Für die einzelnen untersuchten Tierarten sind überhaupt keine detaillierten Angaben gemacht. Allgemein wurde der „Darm herauspräpariert, aufgeschnitten", und nach Entfernung des Inhalts in 50%ige Seidenpeptonlösung gehängt.

[2]) Bei Hämentaria sollen nach Kowalewsky (Mém. Acad. St. Pétersbourg (8) T. 11, 1901) die Darmzellen Carminkörnchen auf dem Wege der Phagocytose aufnehmen. A. Graf (Nova Acta Kais. Leopold-Carol. Akad. Naturf. Bd. 72, 1899, Nr. 2) konnte bei Nephelis nichts Entsprechendes nachweisen.

C. Spieß[1]) im hinteren „pylorikalen" Abschnitte dieses Magens. Aulastoma ist denn auch nicht nur imstande mehrere Exemplare, z. B. von Nephelis, zu verdauen (Johnson), sondern zeichnet sich auch durch anhaltende große Gefräßigkeit aus. —

Anhang zu den Würmern:

1. Die Tunicaten (Manteltiere).

Es sind dies Tiere, welche aus mancherlei Gründen schon mit den Wirbeltieren in Beziehung gebracht wurden. Folgende Merkmale zeichnen sie aus: sie besitzen einen ungegliederten, sack- oder tonnenförmigen Körper (bilateral-symmetrisch), Gliedmaßen fehlen. Der Körper ist umschlossen durch eine gallertige bis knorpelharte Außenschicht der Haut, den Mantel. Die Schlundhöhle dient auch der Atmung; die Vorderdarmwand wird von zwei (Appendicularien) bis zahlreichen Kiemenspalten durchbrochen (nach Ludwig in Lemnis Synopsis).

Wir unterscheiden drei Ordnungen:

1. die Appendicularien,
2. die Ascidien,
3. die Salpen.

Die ausgewachsenen Ascidien, mit Ausnahme der Pyrosomen, sind festsitzende, die übrigen Tunicaten freischwimmende Meerestiere.

Die Nahrung der Tunicaten besteht durchweg aus kleinen Lebewesen (Diatomeen, Algen, kleinen Tieren) und Partikeln aller Art, die eingestrudelt werden.

a) Die Asciden.

A. Die Nahrungsaufnahme.

Der Mund steht am Ende einer distalen, rohrartigen Verlängerung des Ascidienkörpers, des „Ingestionssipho" (Fig. 104 J). Der Mundrand ist gelappt, der Mund verschließbar. Innerhalb des Sipho zeigt der Vorderdarm keine Besonderheiten, abgesehen von Sinnesorganen, die wir anderorts kennen lernen, und einem Kranze von Fäden (dem sog. „Tentakelring").

Unter (proximal) dem Sipho erweitert sich der Darm zum Kiemendarm (K), einem geräumigen Sacke, der außen von einem, zwischen Darmwand und Körperwand umschlossenen Raum (Peribranchialraum), umgeben ist. Die Kiemendarmwand ist von zahlreichen Spalten durchbohrt, durch die das Atemwasser in den Peribranchialraum gelangt, von wo es durch den „Egestionssipho" (AÖ) ins Freie tritt. Die Bewegung des Wassers wird durch die Cilien des Kiemendarmepithels unterhalten. Ähnlich wie wir das bei den Muscheln sehen werden, muß auch hier der Gehalt an Partikeln und kleinen Wesen vom Wasserstrom gesondert und dem eigentlichen Darm zugeführt werden. Das wird mit ähnlichen Mitteln erreicht, wie bei den Muscheln, nämlich durch den Schleim besonderer Drüsen und durch besondere Flimmerbahnen.

1. Dicht vor dem Beginn der Kiemenspalten finden wir einen flimmernden Ring (Flimmerrinne oder Flimmerschlinge F), der

[1]) Spieß, Camille, Recherches anatomiques et histologiques sur l'appareil digestif de l'Aulastome (Aulastoma gulo Moq.-Tand.) Rev. Suisse Zool. T. 12. 1904, p. 585.

kranzartig den Eingang zum Kiemendarm umgibt, und in der dorsalen und ventralen Mittellinie des Tieres, je mit einem längs verlaufenden Flimmerstrangorgan in Beziehung tritt. Der Flimmerbogen ist bei Monascidien eine ringförmige, mehr oder minder tiefe Rinne, die durch

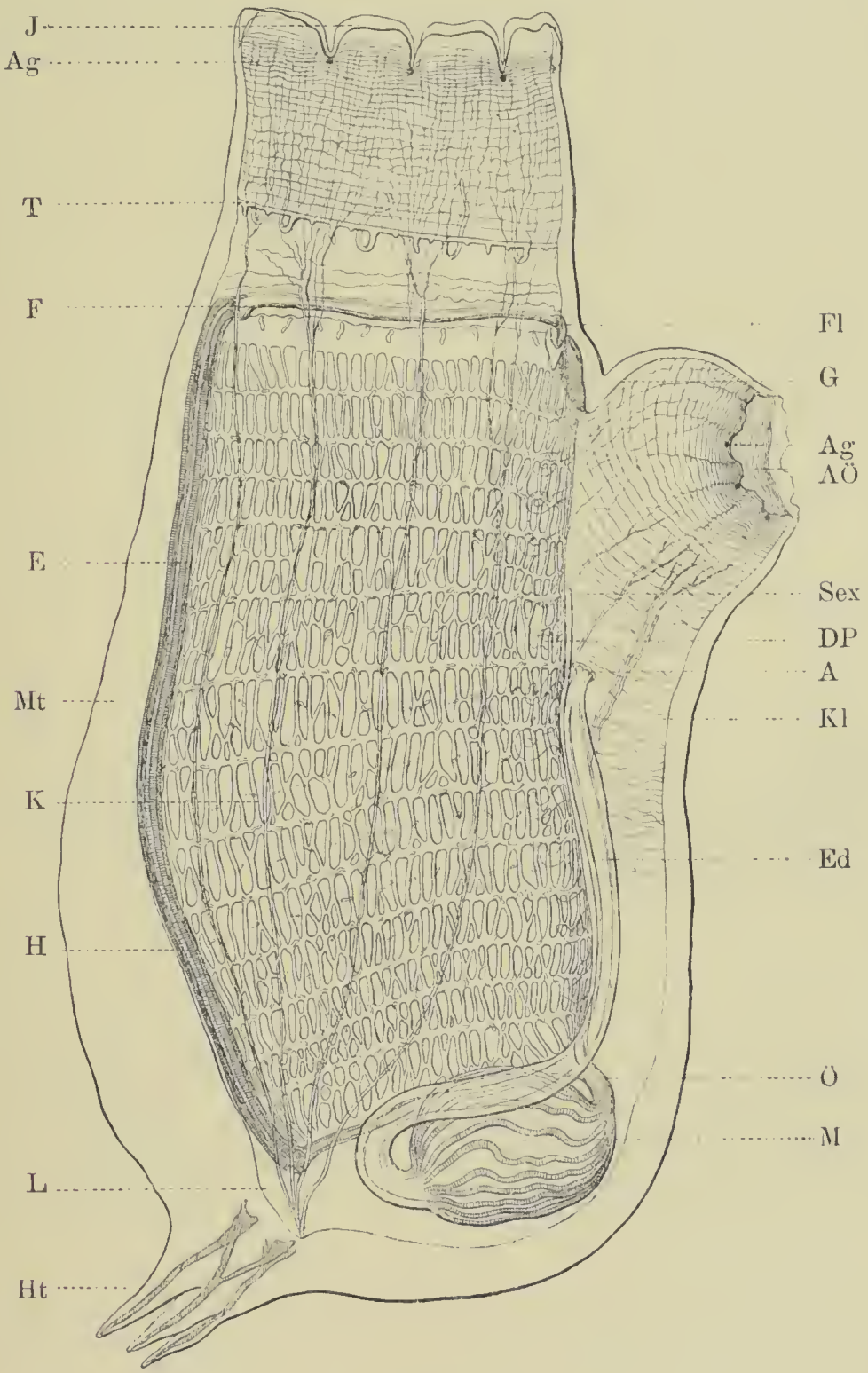


Fig. 104.

Ciona intestinalis, junges Tier. J Ingestionsöffnung, Ag Augenfleck, T Tentakelring, F Flimmerschlinge, E Endostyl, Mt Mantel, K Kiemendarm, H Hautmuskelschlauch, L Leibeshöhle, Ht Haftfäden, Fl Wimperfeld, G Ganglion, AÖ Auswurfsöffnung, Sex Geschlechtsöffnungen, DP dorsale Papillen, A After, Kl Peribranchialraum (Kloake), Ed Enddarm, Ö Ösophagus, M Magen (nach Kükenthal).

zwei in den Darmraum vorspringende Falten eingefaßt, besser gebildet wird. Die eine der beiden Falten flimmert („Flimmerbogen").

Diese Rinne ist in der Regel schleimerfüllt, wenn sie auch nicht selbst der Ort der Schleimbildung ist[1]). Der Schleim entsteht vielmehr, wie wir sogleich sehen, im ventralen Längsflimmerorgan, dem Endostyl. Der Schleim wandert von diesem Endostyl in der Flimmerrinne nach der dorsalen Mittellinie des Kiemendarms, wo wir ihn weiterhin verfolgen

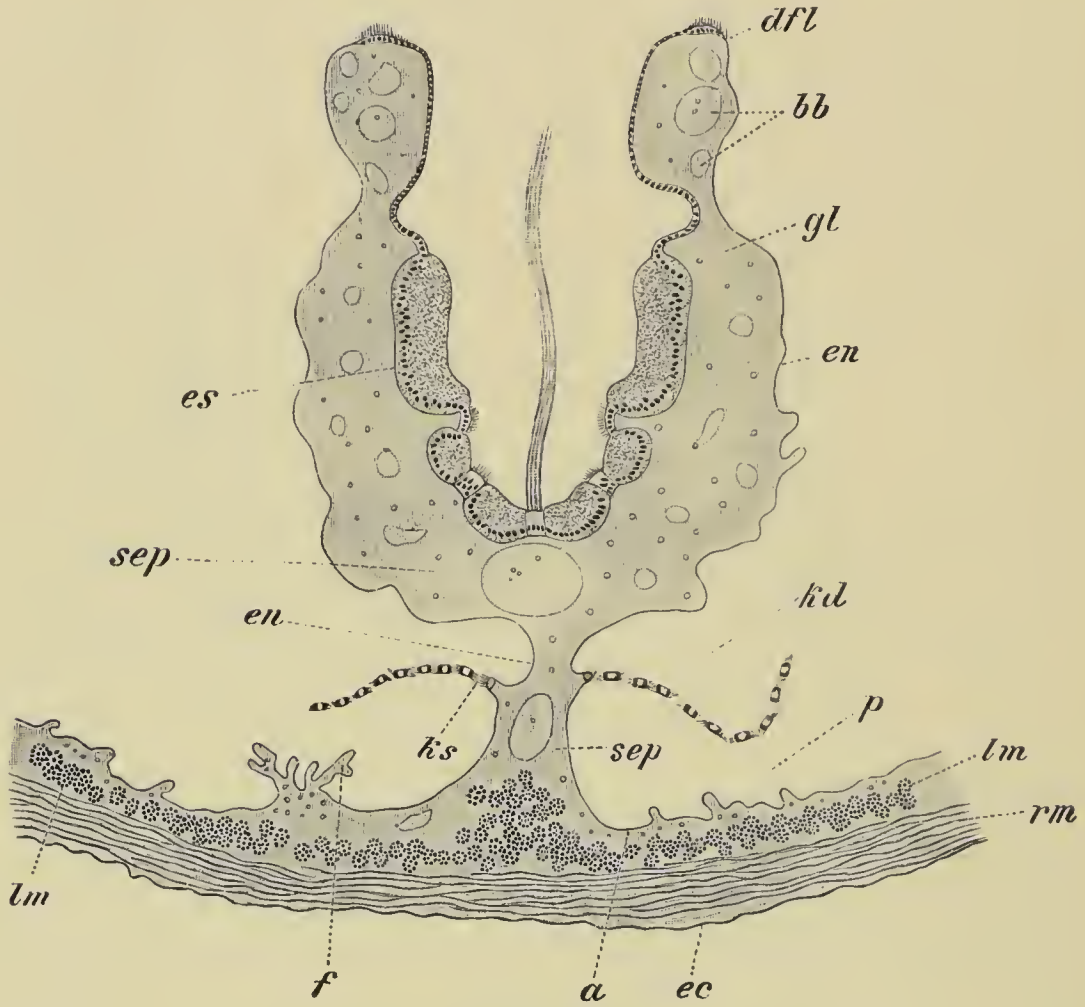


Fig. 105.

Querschnitt durch die mediane Ventralregion von Cynthia papillosa. Vergr. 50 fach. (Der äußere Mantel ist weggelassen.) a äußeres Epithel des Peribranchialraumes, bb Blutbahnen, dfl dorsale Flimmerstreifen des Endostyls, ec ektodermales Hautepithel, en Entodermepithel des Kiemendarmes, es Endostyl, gl Gallerte der Leibeshöhle, kd Kiemendarmhöhle, ks Kiemenspalte, lm Längsmuskeln, p Peribranchialraum, rm Ringmuskulatur, sep ventrales Bindegewebsseptum mit Blutbahnen (nach Seeliger in Bronns Klassen und Ord.).

werden. Zunächst bildet der (wandernde) Schleim in der Flimmerrinne um den Eingang des Kiemendarms einen „Schleimkranz" (Seeliger in Bronn), dessen Aufgabe es ist, die, mit dem eindringenden Atemwasser mitgeführten Nahrungspartikel aufzufangen, festzuhalten, und, in letzter Linie, dem verdauenden Darme zuzuführen.

Sehen wir uns zuerst den Apparat an, der den Schleim produziert:

---

[1]) Bei Phallusia mamillata dürfte sich auch die Rinne an der Schleimbildung beteiligen.

2. Der Endostyl ist eine tiefe Rinne, die durch Ausbuchtung der ventralen, medianen Kiemendarmwand entsteht [1]). Die Wand des Endostyls fast aller Ascidien (Ausnahme Molgula gigantea) läßt jederseits drei Drüsenlängsstreifen erkennen, abgegrenzt von ebensovielen Flimmerlängsstreifen, die also mit den Drüsenstreifen alternieren. Im Grunde der Rinne in der Mitte läuft ein unpaarer schmaler Längsstreifen von Geißelzellen (Fig. 105).

Im Querschnitte sehen wir an der Stelle, wo die Kiemendarmwand zur Faltenbildung umbiegt, also links und rechts vom Eingang in die Rinne, die dorsalen seitlichen Flimmerstreifen (dfl.). Sie sind es, die sich vorn jederseits, je in einen der beiden (den rechten und den linken) Flimmerbogen unserer kreisförmigen Rinne fortsetzen. Hinten gehen sie in ein Flimmerband der hinteren Kiemendarmwand über.

Funktion des Endostyls (nach Seeliger in Bronn). Siebold erkannte 1848, daß der Endostyl zur Nahrungsaufnahme in Beziehung stehe. Fol (siehe Appendicularien) stellte fest, daß der Endostyl der Hauptsache nach eine Schleimdrüse sei: Durch die Geißel- und Flimmerbewegung seiner erwähnten motorischen Elemente wird der Schleim dem Flimmerbogen, (der Flimmerrinne) zugeführt. Verdauende Kraft dürfte dem Schleime kaum zukommen. Er soll die Partikel nur fixieren und untereinander verbinden [2]).

Im hinteren Teil des Endostyls führt der Wimperstrom den Schleim nach hinten, auf eine zu beschreibende Bahn, die ihn direkt dem Ösophagus zuführt (Fol, siehe Appendicularien).

3. Die Dorsalfalte. Dorsal vereinigen sich die beiden Äste (rechter und linker Ast) der Flimmerrinne zu einem Wimperfeld (Fig. 104 Fl) oder einer unpaaren dorsomedianen Wimperrinne („Epibranchialrinne"). Diese Partie [3]) dient als Verbindungsstück zwischen Flimmerrinne und Dorsalfalte, die dem Darm den Schleim mit den, von ihm fixierten Nahrungsbestandteilen zuzuführen hat. Diese Dorsalfalte ist im einfachsten Falle (gewisse Synascidien) eine, ins Innere des Kiemendarmraumes vorspringende Längsfalte der dorsomedianen kiemenfreien Partie des Kiemendarms. Meist ist die Einrichtung komplizierter: Neben der Falte, von ihr geschützt, ja überdacht, kann eine Rinne ausgebildet sein, und man überzeugt sich bei Formen, die solch eine Rinne haben (z. B. Phallusia), daß in ihr die Nahrungsstränge, getrieben durch den Wimperschlag der Dorsalfalte, sich nach hinten bewegen.

Die Dorsalfalte erstreckt sich in der Regel bis zum Eingang des verdauenden Darmabschnittes („Ösophaguseingang"), indem sie, allmählich sich abflachend, seitlich und zwar zumeist links von diesem endigt, beziehungsweise in bestimmte bewimperte Gebilde der hinteren Kiemendarmwand sich fortsetzt, die zum Ösophaguseingang führen.

Die Dorsalfalte weist zuweilen sehr zahlreiche Drüsenzellen auf.

---

[1]) Dieser mediane ventrale Längsstreif der Kiemendarmwand („ventraler Medianstreif") trägt keinerlei Kiemenspalten.

[2]) Roule, 1884, hat behauptet, der Schleim stamme nicht aus dem Endostyl, sondern aus der Neuraldrüse. Es ist nicht sehr wahrscheinlich, daß dem so ist.

[3]) Im allgemeinen besteht die Epibranchialrinne nur aus Flimmerepithel; bei Phallusia mamillata finden sich auch Schleimdrüsen. Seeliger sah hier Algenzellen und andere einzellige Organismen, die im Schleim der Epibranchialrinne eingeschlossen waren, teilweise verändert und schloß auf eine verdauende Wirkung dieses Schleims.

4. Es muß hier darauf hingewiesen werden, daß wir im vorstehenden den wichtigsten, aber nicht den einzigen Apparat kennen lernten, der berufen ist, dem Darm Nahrung zuzuführen. Offenbar vermögen die übrigen Teile des Kiemendarms (Seitenwände) gleichfalls Schleim abzusondern, welcher kleine Partikel, die an den beschriebenen Organen vorbei, auf die siebende Kiemendarmwand gelangen, auffängt. Größere oder kleinere Schleimfetzen, mit solchen Nahrungskörpern beladen werden dann durch Wimperschlag dem Darm zugeführt. Der hintere Teil des Endostyls scheint solche verlaufene Nahrungsteile (teilweise) aufzunehmen und nach hinten zu befördern, denn sein Ende ist durch eine besondere (schon erwähnte) Bahn mit dem Ösophagus verbunden. Diese Bahn liegt an der Hinterwand des Kiemendarmes, in einer Zone, in der (wie in der dorsalen und ventralen Mittellinie) keine Kiemenspalten vorhanden sind. Hier schiebt sich im einfachsten Falle ein Flimmerstreif zwischen Hinterende des Endostyls und „Ösophagus[1])"-Mündung ein. Bei vielen Monascidien tritt an seine Stelle eine tiefe Rinne (Retropharyngealrinne), beiderseitig eingefaßt von Flimmerkämmen, die sich als Ringband auch um den kraterartig vortretenden Ösophaguseingang stellen, einen festen Weg zwischen Ösophagus und Endostylende bildend.

B. Der eigentliche Darmtrakt.

Über die eigentlichen Vorgänge der Verdauung sind wir bei den Ascidien so gut wie gar nicht orientiert. Wir wollen daher im folgenden eine kurze Übersicht über die Verdauungsorgane dieser Tiere geben, und dabei die wenigen physiologischen Daten kennen lernen, die vorliegen (Fig. 104).

Der Darmschlauch der Ascidien stellt eine Schleife dar, die durch einen absteigenden und einen aufsteigenden Ast gebildet wird.

Man kann bei den meisten Ascidien vier Abschnitte unterscheiden: Ösophagus, Magen, Mittel- und Enddarm. Während der Enddarm oft den aufsteigenden Ast der Schleife bildet, ist der Mitteldarm das, beide Äste verbindende Stück.

Zwei große Drüsensysteme pflegen vorzukommen: Die „darmumspinnende Drüse" oder Pylorusdrüse, die vom Pylorusteil des Magens oder vom Anfangsteil des Mitteldarmes ausgeht, und den Enddarm, gelegentlich auch den ganzen Verdauungstraktus, unter dendritischen Verzweigungen umwächst.

Hierzu gesellt sich häufig am Magen ein, oft sehr umfangreiches Drüsenorgan, die „Leber". Ferner sind zu nennen mannigfaltige Ausstülpungen oder Einfaltungen der Magen-Darmschleimhaut, angeblich berufen, deren Fläche zu vergrößern (Magenfalten: Styelinen, Botrylliden, Polystyeliden; Magencöca: Polycliniden; Pylorusblindsack: Styelinen, Polystyeliden).

Nach Seeliger spielt der Magen mit seinen Falten die Hauptrolle bei Sekretion und Absorption, ohne daß eine Anteilnahme des Mitteldarms an diesen Leistungen ausgeschlossen werden könnte.

Über die, in diesem Darm wirkenden Fermente sind wir kaum unterrichtet. Krukenberg vermißte Proteasen ursprünglich vollkommen. Später fand er bei Ciona ein sehr schwaches trypsinartiges Ferment. Bei Salpen (Salpa maxima) erwies sich ein Glycerinextrakt von 50 Därmen gegenüber Eiweiß als völlig unwirksam.

[1]) „Ösophagus" ist der Kanal, der vom Kiemendarm zum Magen führt.

Auch Henry[1]) konnte in Extrakten der Pylorusdrüse von Salpen, dem einzigen Orte, wo er überhaupt Fermente fand, kein Enzym nachweisen, das Eiweiß oder Fibrin zu lösen imstande gewesen wäre; auf Gelatine übte der Extrakt eine schwache Wirkung aus.

Amylase wurde von Krukenberg im Darmextrakt von Ciona canina nachgewiesen (bei Ascidia mentula nur in Spuren). Henry fand in der Pylorusdrüse von Salpen viel Amylase.

C. Die Sekretion. Wo der verdauende Saft sezerniert wird, ist unbekannt. Henry gibt an, bei Salpen Enzyme nur in der Pylorusdrüse gefunden zu haben. Jedenfalls kommen auch Magenepithel und „Leber" bei der Sekretion mit in Betracht. Im Magenepithel finden sich Drüsenzellen; auch auf den Magenfalten werden solche beschrieben (insbesondere bei Styelina). Die übrigen Magenanhänge sollen histologisch gleich dem Magen beschaffen sein.

Der oft recht massigen „Leber" (einem System von Magenblindschläuchen) kommt gleichfalls sekretive Funktion zu. Man findet in ihr, unter anderem, Drüsenzellen mit gelben oder gelbbraunen (Cynthien), stark glänzenden Sekretkörnern. Ihr Saft, der sich in den Magen ergießt, hat bei Cynthia und Microcosmus zumeist orange Farbe.

D. Die Absorption. Vom Eindringen der Nahrung in eines der beschriebenen Drüsensysteme ist nichts bekannt. de Lacaze-Duthiers und Yves Delage rechnen mit einer möglichen absorptiven Funktion der Pylorusdrüse.

R. Schneider[2]) untersucht Exemplare von Clavellina rissoana Sav., die „freiwillig" unter normalen Lebensbedingungen, Eisen aufgenommen hatten. Unter anderem findet er, bei Anwendung der Berlinerblaureaktion, Bläuung im Darm, Magen (zuweilen auch im „Hepatopankreas", der Leber)[3]).

E. Reservestoffe. Bemerkenswert ist eine Angabe von N. Wagner (1885 nach Seeliger in Bronn), daß bei Cynthia echinata in „Leber" und Magenwand, zwischen den Drüsenzellen, auffallend große, helle, farblose Zellen vorkommen, die je ein großes Stärkekorn von ziemlich regelmäßiger linsenartiger Form beherbergen. Es weist deutlich konzentrische Schichtung auf, und färbt sich mit Jod charakteristisch blau. Wagner überzeugte sich, daß diese Stärkekörner sich in den Epithelzellen entwickeln. Neuerdings wies Starkenstein[4]) nach, daß Tunicaten als Reservestoff Glykogen bilden und beherbergen und den Stoff mit Hilfe einer Diastase in Zucker umzusetzen vermögen.

b) Die Appendicularien.

Die Schleimorgane sind ganz ähnlich, wie diejenigen der Ascidien: Ein Endostyl, der vorn in den Flimmerbogen übergeht; von diesem wird

[1]) Henry, Victor, C. R. Soc. Biol. Paris T. 55, 1903, p. 1316. Über die Pylorusdrüse (darmumspinnende Drüse) bei Cynthia siehe de Lacaze-Duthiers und Yves Delage, Arch. Zool. expér. (2) T. 7, 1889, p. 519.

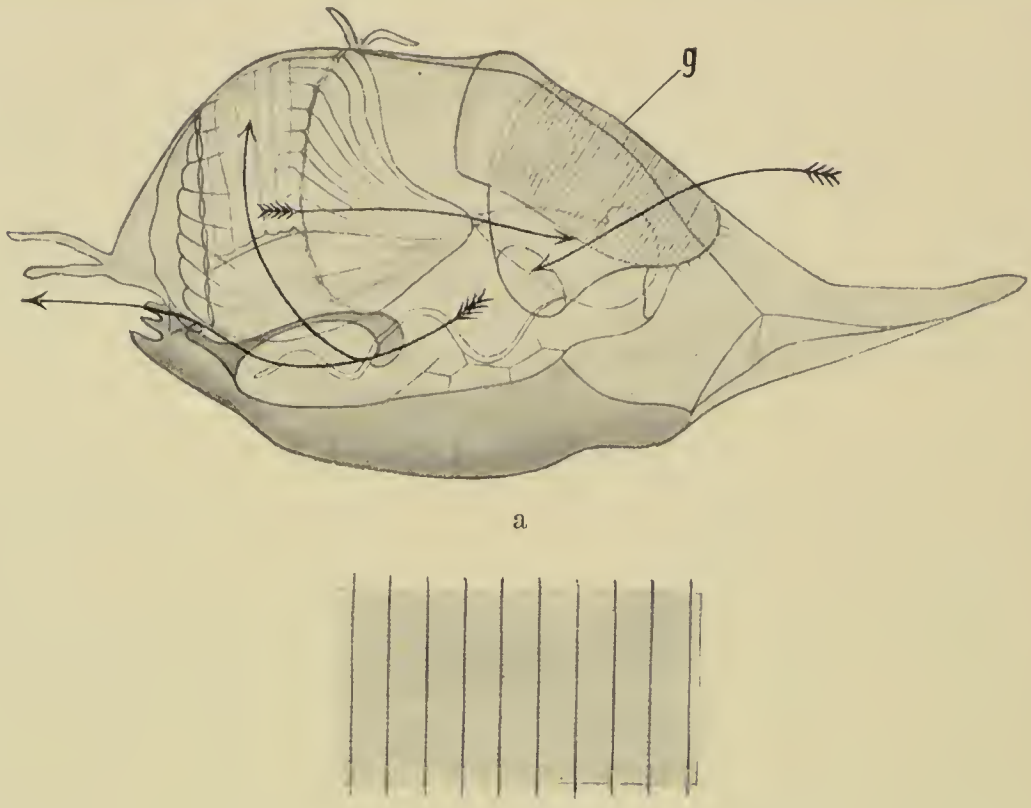
[2]) Schneider, R., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 12, 1895, S. 208.

[3]) Bei Amphioxus, der über ganz analoge Schleim-Flimmerorgane des Kiemendarms verfügt, wies die Tunicaten, wies Guido Schneider (Anat. Anz. Bd. 16, 1899, S. 601) mit verfütterten Farbstoffen und Uranhydroxyd nach, daß die Dorsalrinne (und nahezu der ganze Darmtrakt) absorbiert. Siehe auch Weiß, F. E., Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 31, 1890, p. 489; Ray-Lankester, E., ibid. Vol. 29, 1889, p. 365.

[4]) Starkenstein, Emil, Biochem. Zeitschr. Bd. 27, 1910, S. 53.

die Nahrung dorsal-median zum Ösophagus geleitet. Das Hinterende des Endostyls steht auch hier durch ein Flimmerband mit dem Ösophagus in Verbindung.

Fol[1]) füttert Appendicularien (und andere Tunicaten) mit Carminpulver, und sieht, wie dieses von dem, aus dem Endostyl austretenden Schleim gepackt, über den Flimmerbogen, den uns bekannten Weg, dorsal in den Ösophagus transportiert wird. Auch das Austreten geringer Schleimmengen aus dem Hinterende des Endostyls, die durch das Flimmer-



a

b

Fig. 106.

a Seitenansicht eines Gehäuses von Oikopleura albicans. Der rechte Pfeil deutet die Bahn des eintretenden Wassers an; die (paarigen) Einströmungstrichter sind durch ein feines Gitterwerk (g) nach außen abgeschlossen. Der linke Doppelpfeil gibt die Bahn des, die Schwanzkammer, durchströmenden Wassers an, welches zum Teil (untere Pfeilspitze) durch die Ausflußöffnung das Gehäuse als Strahl verläßt und das Tier vorwärts treibt, zum Teil (obere Pfeilspitze) in die „Zwischenflügelkammern" eintritt und von da in den „Fangapparat" fließt und hier seiner Schwebekörper beraubt wird. Der mittlere Pfeil bezeichnet die Bahn des in den Kiemenkorb der Appendicularie eintretenden Nahrungsstromes. b Ein Teil des Gitters (g) ca. 75 fach vergrößert (nach Lohmann aus Biedermann).

band der Kiemendarmrückwand dem Ösophagus zugeführt werden, wurde beobachtet.

Die Appendicularien sind neuerdings ernährungsphysiologisch interessant geworden, durch die Entdeckungen Lohmanns[2]) über die Art ihres Nahrungserwerbs (Oicopleuren, Frittilarien). Diese Formen besitzen einen besonderen Fangapparat, in dem die Oicopleuren (auf die wir uns beschränken wollen) auch wohnen. Es ist eine Art Gehäuse, das zum Schutz, zur Ortsbewegung und zum Nahrungserwerb dient,

[1]) Fol, Morphol. Jahrb., Bd. 1, 1876.

[2]) Lohmann, H., Verh. deutsch. zool. Ges. Vers. 19, 1909, S. 200.; Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, N. F. Bd. 7, 1902, S. 1, speziell S. 23 ff.

und dabei viel größer werden kann als das Tier selbst (Oicopleura vanhoeffeni Lohm. Länge des Rumpfes 7 mm, Durchmesser des Gehäuses mindestens 100 mm). (Fig. 106 a.)

Das Gehäuse ist eine „gallertige, kutikuläre, wasserklare Ausscheidung des Rumpfepithels, die periodisch abgeschieden, zum Gehäuse entfaltet, später aber abgeworfen und durch eine neue ersetzt wird". Das meist kugelige bis eiförmige Gehäuse enthält einen großen Hohlraum, der in mehrere Kammern zerfällt. Er kommuniziert mit der Außenwelt, und der Appendicularienschwanz kann in ihm eine Wasserzirkulation aufrecht erhalten [1]). Vorn sind zwei Einströmungsöffnungen, die sich nach innen verengern. Die weiten äußeren Öffnungen sind von einem, aus rechtwinkelig sich kreuzenden Fibrillen gebildeten, regelmäßigen Gitterwerk bedeckt (Fig. 106 b). Das Gitter dient als Sieb, um nur kleinste Organismen durchzulassen, die schließlich in eine Kammer kommen (mit Carmin nachgewiesen), welche mit dem Munde kommuniziert. Von Zeit zu Zeit schlürft das Tier die Nahrung aus der Kammer ein.

Da wir es mit einem kontinuierlichen Strome zu tun haben, dergestalt, daß das Wasser die genannte Kammer auch wieder ständig verlassen muß, ohne aber die in ihm suspendierte Nahrung mitzunehmen (Anreicherung der Nahrung in der Kammer), so muß der ableitende Weg durch ein besonders dichtes Sieb für die Nahrungskörperchen gesperrt sein, ein Sieb, das nur das Wasser hindurchläßt. „Ist das Mundrohr geschlossen, so kann es (das Wasser) nur an der Innenfläche der medialen Wand des Fangapparates weiterströmen, muß hier aber einen dichten Reusenapparat passieren, der aus zahlreichen Fibrillen und Fäden gebildet wird, und alle im Wasser suspendierten Körper zurückhält." In dem Gehäuse (und auch im Darme) finden wir nun eine große Anzahl kleinster Organismen, bei mittelgroßen Exemplaren von Oicopleura fast nur solche, die das Planctonnetz aus feinster Müllergaze nicht mehr fängt, da sie eben durch seine Maschen hindurchtreten!

Nach Lohmanns Schätzung würde stündlich, bei ununterbrochener Durchströmung des Apparates (eine solche findet aber niemals statt) 27 ccm Wasser durch den Apparat getrieben werden.

Anschließend an die Tunicaten lassen wir hier einige Notizen über eine Tiergruppe folgen, die (gleichfalls zu den Würmern gerechnet) bezüglich ihrer Nahrungsaufnahme mit den Tunicaten manche Ähnlichkeiten zeigt.

2. Die Brachiopoden.

Auch ihnen dienen durchaus Kleinwesen und Partikel zur Nahrung. Es sind festsitzende Meeresbewohner, äußerlich einer Muschel nicht unähnlich, mit zwei harten Schalen, die aber nicht wie bei den Muscheln das Tier von beiden Seiten, sondern von oben und unten (dorsal und ventral) einfassen. Der Körper der Brachiopoden ist im wesentlichen ein quer ovaler Eingeweidesack, von dem zwei ansehnliche nach vorn gewandte Hautduplikaturen, die Mantellappen, ausgehen, gleich den Schalen, ihren Bildungen, dorsal und ventral.

A. Die Nahrungsaufnahme und ihre Organe. Den Hauptteil des Schalenraumes füllt der uns zunächst beschäftigende Apparat

[1]) z. B. Oicopleura albicans Leuck.

der Nahrungsaufnahme aus: die beiden meist spiralig gewundenen „Arme“ [1]) (Fig. 107).

Wir wollen diesen Apparat an einem Beispiele kennen lernen: Crania anomala O. F. M. [2]). Man kann sich die Arme als zwei lange Bänder vorstellen, die rechts und links am Munde entspringen und, schraubenförmig aufgewunden, von da nach oben (dorsal) verlaufen. Bei vielen Arten durch ein, mit der Schale zusammenhängendes Skelett gestützt, entbehren die Arme von Crania solch einer Stütze. Da der Durchmesser der einzelnen Spiralumgänge nach der Dorsalseite zu abnimmt, so bilden die aufgerollten Arme als Ganzes einen flachen Kegel, dessen Basis ventral, dessen Spitze dorsal gerichtet ist. In der Medianlinie zwischen beiden Armen springt die Körperwand unter einem stumpfen Winkel in die Mantelhöhle vor. Auf der Ventralseite dieses Vorsprunges liegt im Grunde einer quer von rechts nach links verlaufenden Rinne die Mundöffnung. Die Rinne wird von vornher begrenzt und zum Teil überdeckt durch die Mundfalte, das Epistom, an ihrem hinteren Rande stehen schlankfingerförmige Fortsätze, die Cirren. Die Rinne, begleitet von dem Epistom (dann Armfalte genannt) und von der Cirrenreihe, setzt sich nach rechts und links fort, geht auf die Arme über, um auf dem äußeren Rande der freien Arme bis an deren Ende zu verlaufen, wobei allmählich die Armfalte niedriger und die Cirren kürzer werden. Diese Armrinne, die wir soeben als Fortsetzung der Mundrinne kennen lernten, ist die Transportstraße für die Nahrung. Sie ist auf dem Arm eingeschlossen zwischen der lamellenartigen Armfalte einerseits und auf der anderen Seite von einer wulstartigen Erhebung der Armstützsubstanz, dem Cirrenwulst, der die Doppelreihe jener genannten tentakelartigen Fortsätze, der Cirren, trägt.

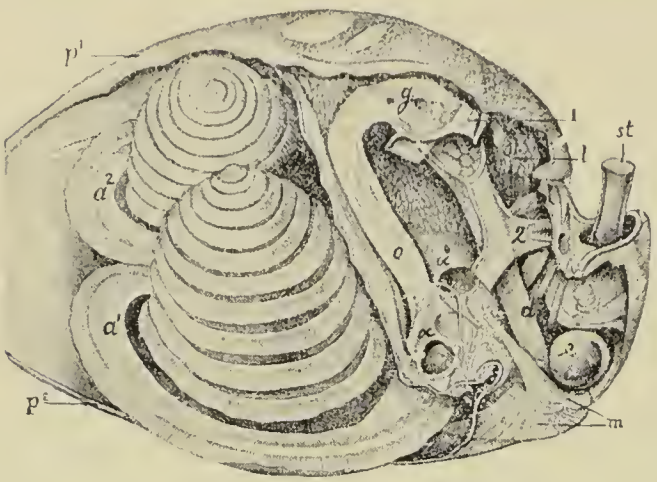


Fig. 107.

Anatomie von Rhynchonella psittacea, beide Schalen, die Körperwand und die Leber der linken Seite sind entfernt, a^1 linker, a^2 rechter Arm, α die Eingänge in den Hohlraum der Arme, o Ösophagus, g Magen mit Leber l, d Darm, e sein blindes Ende, m Muskeln zum Öffnen und Schließen der Schale, p^1 p^2 dorsaler und ventraler Mantellappen, st Stiel, 1 und 2 erstes und zweites Dissepiment (Gastro- und Ileoparietalband) (nach Hancock aus Hertwig).

An der Basis der Cirren findet man besondere Drüsenzellen. Blochmann [3]) fütterte die Brachiopoden mit Carmin und sah, daß der Farbstoff, durch Schleim verbunden, der Armrinne entlang zum Munde geführt wurde. So müssen wir denn den ganzen doppelten Armkegel als eine große Fangfläche für Nahrungspartikel betrachten. Der Apparat zeigt einige Beweglichkeit: Spreizen der Schraubenwindungen voneinander (Erhöhung des Armkegels), wodurch die Cirren mehr Raum gewinnen. Die Cirren werden je durch den „inneren

[1]) Nach Hertwig.

[2]) Blochmann, F., Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden, Teil 1: Die Anatomie von Crania anomala O. F. M. Jena, G. Fischer, 1892 S. 17 f.

[3]) Mündliche Mitteilung.

Cirrusmuskel" zum Einrollen, nach der Armrinne zu, gebracht (Antagonist: „äußerer Cirrusmuskel oder Starrheit der Stützsubstanz").

B. Die Verdauungsorgane. Der dorsalwärts aufsteigende Ösophagus geht in den stark erweiterten Magen über, der vorn an beiden Seiten die Ausführgänge zweier ansehnlicher Drüsen, der sog. „Leber" aufnimmt. Der Magen geht seinerseits allmählich in den Dünndarm über, der eine Schlinge bildet, um in den erweiterten Enddarm einzumünden. Das Darmepithel besteht aus Wimperzellen, zwischen denen, eingestreut, durch den ganzen Darmkanal verbreitet, da und dort zu Gruppen vereinigt, im ganzen aber nicht sehr zahlreich, Sekretzellen vorkommen. Sie enthalten ein, mit Eosin sich sehr intensiv färbendes, anscheinend recht konsistentes Sekret.

Die „Leber". Bei Crania wie bei den meisten Brachiopoden findet sich ein rechter und linker Leberlappen; jeder Lappen ist eine acinöse Drüse, welche mit einem ansehnlichen Ausführgang in den Magen mündet. Das Epithel der Drüse und ihrer Ausführgänge hat anderen Charakter als dasjenige des Darmes. Wir finden im Epithel dieser Drüse ansehnliche Cylinderzellen, die Wimpern tragen. „Der nach dem Lumen zu gerichtete größere Teil der Zelle läßt maschiges Plasma erkennen." Zwischen diesen gewöhnlichen Epithelzellen finden sich spärlich noch andere Zellen, welche Bloehmann für besondere Drüsen hält. Sie haben ein körniges, intensiv sich färbendes Sekret.

Über die verdauenden Fermente der Brachiopoden liegen Untersuchungen nicht vor. Daß eine Protease vorhanden ist, und diese (mindestens teilweise) durch die „Leber" abgeschieden wird, ergibt sich aus Bloehmanns Erfahrung: daß die „Leber" (im Gegensatz zu anderen Organen) sehr bald der Autolyse anheimfällt.

Jedenfalls spielt die Drüse („Leber") auch eine Rolle bei der Absorption. Verschiedene Forscher[1]) beobachteten das Eindringen von Nahrung in dieses Organ (die Cöka enthalten die gleiche Masse wie der Darm (Diatomeen etc.). Morse fand bei Cistella kowalewskii. in der Drüse („stomachal gland"), die durch 8 Cöka jederseits dargestellt wird, Zellen, die nach Fütterung dick, im Hunger aber weitgehend geschrumpft erscheinen. Er ist der Ansicht, daß die Drüse eine Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche sei[1]).

Das Enddarmepithel enthält ebenfalls Drüsenzellen mit feinsten stark färbbaren Körnchen und Ausführgängen.

Wir müssen es uns versagen auf die übrigen Gruppen, die man zu den Würmern zu rechnen pflegt, (Bryozoen, Rotatorien etc.) einzugehen. Die Physiologie ihrer Ernährung ist nicht hinlänglich untersucht. —

[1]) Morse, Edw., S. Mem. Boston Soc. nat. Hist. Vol. 5, 1902, p. 313. Siehe auch Schulgin, M. A., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 41, S. 111, Eindringen von Nahrung in die Drüse, auch Blochmann (mündl. Mitteilung).

Die Echinodermen (Stachelhäuter).

Einiges Allgemeine. Äußerlich unterscheiden sich die Stachelhäuter sehr weitgehend von den meisten anderen Tieren. Sie sind oft nicht bilateral-, sondern radiärsymmetrisch gebaut, ähnlich wie die Cölenteraten. Der fünfstrahlige Typus herrscht vor. Der inneren Organisation nach jedoch, stehen sie Tieren vom Bau etwa eines Wurmes viel näher, als den Cölenteraten. Um uns auf die Ernährungsorgane zu beschränken: Das verdauende Rohr durchzieht, mit bindegewebig-muskulärer Hülle umgeben, das meist geräumige Cölom, und endet, von wenigen Ausnahmen abgesehen, durch einen besonderen After. Neben der Leibeshöhle ist auch ein Blutgefäßsystem vorhanden, mit dessen Bedeutung für die Ernährung wir uns zu beschäftigen haben werden.

I. Die Seesterne.

Die Seesterne sind in der Richtung der Hauptachse (Mund-After) abgeflacht, und die Körperscheibe ist (von dieser Hauptachse aus gerechnet) in radiärer Richtung zu Armen sternförmig ausgezogen, Arme, die mehr oder weniger deutlich voneinander abgesetzt sind.

A. Die Nahrung. Nahrungsfang und Nahrungsaufnahme.

1. Die Nahrung. Die Seesterne sind durchweg Räuber, erstaunlich genug bei der Langsamkeit ihrer Bewegungen. Allerdings bevorzugen sie dieses Umstandes wegen normalerweise eine nicht- oder schwerbewegliche Beute. In erster Linie kommen Muscheln in Betracht. Allein hierauf beschränken sie sich nicht. Wir finden Schnecken (Litorina, Terebra, Strombus, Murex etc.), Spatangen, andere Seesterne, Crustaceen, ja Fische als ihre Nahrung aufgezählt[1]). Sie sind gewaltige Räuber, die ihrerseits im erwachsenen Zustande wenig Feinde haben, daher ungemein verbreitet sind und unter den Beutetieren, besonders den muschelartigen, große Verheerung anrichten. Collins[2]) gibt den auf den Austernbänken von Connecticut angerichteten Schaden für das Jahr 1888 mit 631 500 Dollars an. — Im Auryfluß (Bretagne) befand sich nach Cuénot (l. c. S. 417) eine natürliche Austernbank von 10—12 km Länge, die vollständig durch Seesterne zerstört wurde, welche Fischer mit ihren Netzen eingeschleppt hatten. Hamann zählt im Magen eines Astropecten 10 Exemplare von Pecten, 6 Tellina, etliche Conus und 5 Dentalium.

2. Der Nahrungsfang. Zum Nahrungsfang sind die Seesterne mit einer Reihe von Werkzeugen ausgerüstet. Einmal sind die großen Sternarme vieler Arten selbst ausgiebig beweglich. Ihre Bewegung würde ihnen nicht viel nützen, wären sie nicht mit den sog. Saugfüßchen versehen, langen beweglichen und (meistens) mit einer Saugscheibe versehenen schlauchförmigen Anhängen des Wassergefäßsystems, die sich mit großer

[1]) Ludwig, H. und Otto Hamann, Echinodermen 2. Die Seesterne; in Bronns Klassen und Ordnungen. Leipzig 1899.; L. Cuénot (Arch. Zool. expér. (2) T. 5, Suppl. bis, Nr. 2, 1887) findet neben Crustaceen auch Cephalopodenreste im Magen von Seesternen.

[2]) Collins, Bull. U. S. Fisch.-Commission Vol. 9, 1889 (nach Ludwig-Hamann).

Festigkeit ansaugen können und beträchtlichen Zug auszuhalten vermögen (siehe Lokomotion der Echinodermen in Bd. 3). Bewegliche Arme mit Saugfüßchen sind ein wirksames Greiforgan, hauptsächlich geeignet, wo es nottut auf eine Beute größere Gewalt auszuüben. So beschreibt Schiemenz[1]) das Öffnen einer Muschel durch den, mit langen beweglichen Armen versehenen Seestern Asterias glacialis (und rubens). Die Muschel, etwa eine nicht festsitzende Venus, wird mit Hilfe der Füßchen dem Munde genähert, das Schloß nach unten, den Schalenrand dem Munde zugekehrt (der Seestern befindet sich auf seinem Opfer, über das er die Körperscheibe wölbt). Die eine Hälfte der Füßchen setzt sich nun an die eine Schale, die andere an deren Partnerin und nun wird in langer Arbeit das Schalenpaar der Muschel, unter Überwindung des Schließmuskeltonus, auseinander gezogen. Ein mittelgroßer Seestern öffnet eine Venus in 15—20 Minuten. Wie dann der Weichkörper der Muschel, nunmehr schutzlos dem Munde des Räubers preisgegeben, aufgenommen wird, erfahren wir sogleich.

Die Saugfüßchen allein können nur unbewegliche, oder schwer bewegliche Beute bewältigen. Sollen leichtfüßigere Tiere gefangen werden, so muß noch ein anderer Apparat in Wirkung treten, die sog. Pedicellarien: kleine, auf muskulös beweglichem Stiele sitzende Zangen, die durch ihre Anzahl ersetzen, was ihnen an Größe fehlt. Zwei scherenartig gekreuzte Zangenglieder, die mit gezähnter Platte aufeinander passen, können durch entsprechende Muskeln geöffnet und geschlossen werden[2]) (Fig. 108). Die Leistung dieser Zangen bei Seesternen hat Jennings[3]) wohl am besten dargetan und zwar bei Asterias forreri (S. 61). Ringförmig, in großer Anzahl, umstehen sie die zahlreichen Stacheln der Körperoberfläche, in der Ruhe eingezogen, auf Reiz hin weit vorgestreckt, jeweilig ihren Stachel bedeckend. Die scharf gezähnten Zangen öffnen sich. Der Stachel dient hierbei der ganzen Gruppe als Achsenskelet, und durch ihn biegt sich der Zangenwald (Fig. 109 p) dem Reizorte zu. Wurde der Reiz durch ein Tier hervorgerufen, so wird es gepackt, um so fester, je mehr es sich wehrt. Auf diese Weise können zahlreiche Tierchen (meist Crustaceen, wie Hippa analoga St., kleine Macrure von 2—3 cm Länge) auf dem Rücken des Seesterns unbeweglich festgehalten werden. Zuweilen beschränkt sich der Stern auf solch ein Festhalten, bis die Krebschen zugrunde gehen; ihre Gefangennahme diente nur, die zarten Kiemen, die sich in der Umgebung der Pedicellarien befinden, zu schützen. Oft aber wird die derart gefangene Beute durch geeignete Bewegung des Armes, auf dem sie sich gefangen befindet, entweder unmittelbar zum Munde geführt, oder auf der Ventralseite den Saugfüßchen übergeben, die den Bissen einander weitergeben, bis er an den Mund kommt. Auf

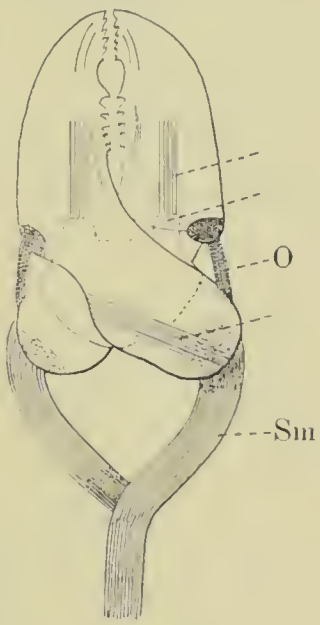


Fig. 108.

Asterias glacialis. Schema einer gekreuzten Seesternpedicellarie, O Öffner, Sm Schließer (nach v. Uexküll aus Biedermann).

[1]) Schiemenz, Mitt. deutsch. Seefischereivereins Bd. 12. 1896. S. 102.

[2]) Siehe v. Uexküll, Zeitschr. Biol. Bd. 37, 1899 und den Abschnitt über Nervensystem etc. (Bd. 3).

[3]) Jennings, Univ. California Public. Zool. Vol. 4, Nr. 2, 1907, p. 53.

alle Fälle beteiligen sich die Füßchen am Festhalten. Vorwiegend sind es wohl chemische Reize, welche die Saugfüßchen veranlassen, den Pedicellarien die Beute abzunehmen und sie dem Munde zuzuführen. Jennings

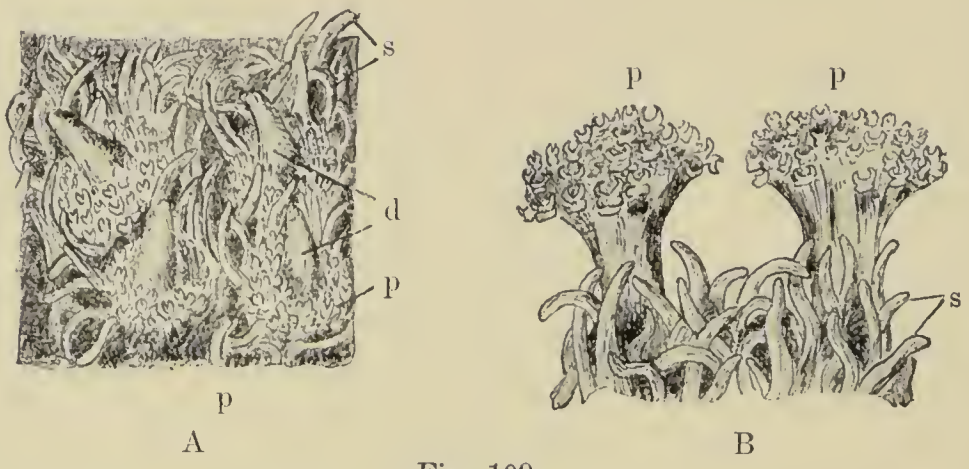


Fig. 109.

Asterias forreri de Lorriol. A Ein Teil der Oberfläche mit Pedicellarien p, Kiemen s und Stacheln d, im ungereizten Zustande. B Mit gereizten Pedicellarien die rosettenförmig um die Stacheln geordnet und hier vorgestreckt sind (nach Jennings aus Biedermann).

(S. 91) zerdrückt ein Krebschen, welches solch ein Seestern festhält ohne Miene zu machen es zur Nahrung zu benutzen: Der Saft des Tierchens verbreitet sich im Wasser und veranlaßt ohne weiteres die Saugfüßchen

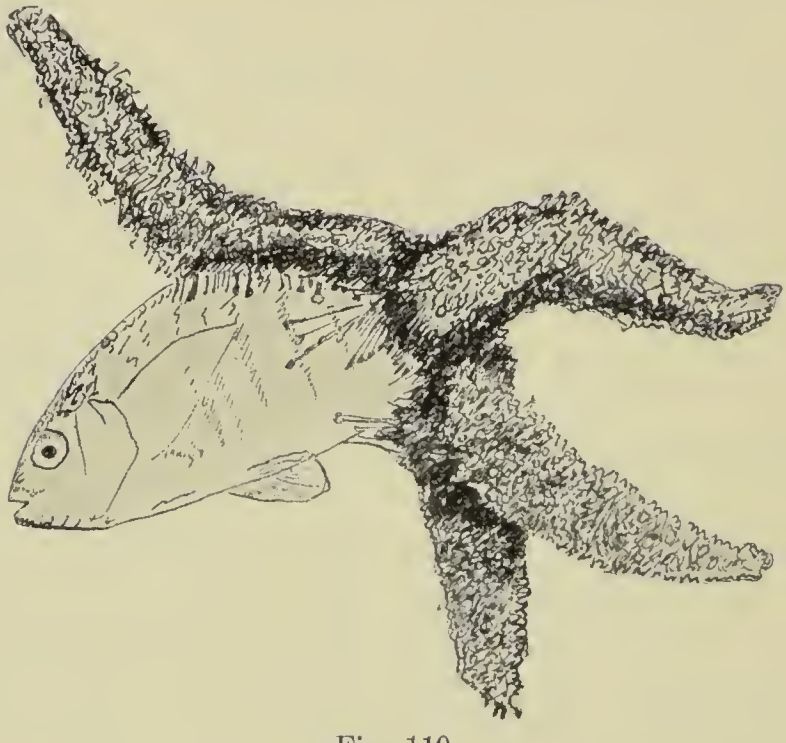


Fig. 110.

Asterias forreii mit einem gefangenen und schon teilweise verschluckten Fisch (nach Jennings aus Biedermann).

sich nach oben zu bewegen, um sich das Krebschen zu holen. Mit Hilfe dieser kleinen, aber äußerst wirksamen Waffen vermag nun in der Tat Asterias forreri selbst Fische zu bewältigen, deren Länge dem Durchmesser des Sterns gleichkommt (S. 89). Durch Pedicellarien gepackt, durch Saugfüßchen gehalten wird das Schwanzende des heftig sich

sträubenden Fisches an den Mund gebracht (Fig. 110). Und nun wollen wir sehen, was mit der an den Mund gebrachten Beute geschieht.

3. Die Nahrungsaufnahme. Ehe wir die Nahrungsaufnahme kennen lernen können, müssen wir uns kurz nicht nur den Mund, sondern auch den Magen anatomisch ansehen. Ventral, in der Mitte der Scheibe, befindet sich ein, vom Skelett freigelassenes Feld (Peristomfeld, Mundhaut), das in seiner Mitte den Mund trägt[1]). Die Mundhaut besitzt eine starke Ringmuskelschicht zum Verschluß des Mundes und schwächere radiär zur Mundöffnung gerichtete Längsmuskelfasern, berufen den Mund zu öffnen.

Es folgt der kurze erweiterungsfähige Schlund. Wir wollen hier schon erwähnen, daß der Ösophagus drüsig ist und nach Cuénot[2]) neben becherförmigen Schleimzellen, Körnchenzellen besitzt, die Cuénot glaubt, als Verdauungsdrüsen ansehen zu müssen. Es folgt ein großer blasiger Magen, der verschiedenartige Faltung seiner Wand zu zeigen pflegt (Fig. 111, v). Vor allem nämlich sehen wir bei allen Seesternen, die einen After besitzen (d. h. mit Ausnahme der Astropectiniden), daß der Magen durch eine horizontale Kreisfurche in einen größeren unteren und einen kleineren oberen Abschnitt

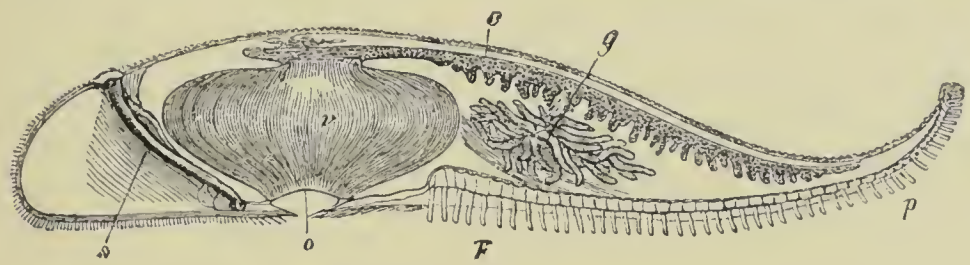


Fig. 111.

Ein durch ein Ambulacrum und das entgegengesetzte Interambulacrum geführter Radialschnitt von Solaster endeca. s Steinkanal mit Madreporenplatte, daneben das Herz, o Mund, v Magen, c Armblindschlauch, g Geschlechtsdrüsen, p Füßchen (nach R. Hertwig).

zerlegt wird. Die Wand des unteren Teils springt in Vertikalfalten derartig in das Mageninnere vor, daß sich geradezu radiäre Seitentaschen bilden können (z. B. Asterias rubens).

Die Magenwand zeigt die zu erwartenden Schichten: Epithel, Bindegewebe, Muskulatur und flimmerndes Peritonealepithel. Das Magenepithel besteht aus langen Zellen, unter denen sich viele Becher- (Schleim-) Zellen und Körnchen- (Ferment-) Zellen befinden. —

In selteneren Fällen, wenn der Mund des Seesterns groß, seine Beute klein ist, wird diese verschluckt, z. B. von Astropectiniden, die, wie wir schon hörten, verschiedenartige kleine Muscheln in ihren Magen aufnehmen[3]). Im großen, einheitlichen Magen von Astropecten (z. B. A. aurantiacus) öffnen sich die Muscheln, wohl unter dem Einfluß der Magen-

[1]) Ich übergehe die Schilderung derjenigen Teile des peristomalen Skeletts, in denen man glaubte eine Art Zähne sehen zu müssen. (Die proximalsten Glieder der adambulakralen Skelettstückreihe, die ihre Spitze dem Mund zukehren, also an der Ecke, die je zwei zusammenstoßende Arme bilden.) Beobachtungen haben übereinstimmend ergeben, daß diese Spitzen bei der Ernährung unbeteiligt sind (Cuénot S. 43).

[2]) Cuénot, Arch. Zool. expér. (2) T. 5, 1887, Suppl. bis, Nr. 2.

[3]) Es sei schon hier darauf hingewiesen, daß die leeren Muschelschalen durch den Mund wieder ausgestoßen werden müssen.

sekrete und werden leergedaut. Meistens sind jedoch die Seesterne nicht imstande, ihre Beute, wegen ihrer Größe, zu verschlucken [1]).

Außenverdauung. Eudes-Deslonchamps [2]) beobachtete wie je 5 oder 6 Asterias rubens beschäftigt waren, große Exemplare von Mactra stultorum L. (gemeine Trogmuschel) zu verzehren. Er sah, wie die Seesterne in den, zwischen den Muschelschalen klaffenden Spalt dicke, runde Blasen, mit dünner Wand von einer durchsichtigen Flüssigkeit erfüllt, eingeführt hatten. Jedes Tier vermochte etwa 5 solcher Appendices auszusenden. Am distalen Blasenende glaubte Eudes-Deslonchamps (irrtümlich) ein Loch zu sehen, durch das der Blaseninhalt sich Tropfen für Tropfen in die Muschel ergoß. In vielen Fällen war von dem Muschelfleisch nicht mehr viel übrig. Aber wenn der Weichkörper der Beute auch noch völlig intakt war, stets war er tot, bewegungslos und durchaus frisch, d. h. also in wirksamer Weise abgetötet [3]). Mittlerweilen sind wir durch eine Reihe von Untersuchungen über diese seltsamen Vorgänge aufgeklärt. Zusammenfassend können wir sagen: Die Seesterne [4]) haben die Fähigkeit, ihren faltigen Magen (d. h. wohl die 5 radiären Magentaschen), in Form von Säcken oder Blasen, meistens 5 an Zahl (Jennings, bei Asterias forreri) auszustülpen; bald weniger, eben hinreichend ein kleines Beuteobjekt einzuhüllen, bald mehr: dann bilden sich die Blasen Eudes-Deslonchamps, die nun, wenn die Schale des Opfers tief ist, weit vorgestreckt werden können, bis etwa in die letzte Windung einer Litorina [5]). Die Ausstülpung erfolgt durch Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit, während durch seine Mesenterien die Retraktion des Magens erfolgt (Cuénot, S. 41). Kann dergestalt die große Beute nicht durch den Mund in den Magen gelangen, so kommt umgekehrt der Magen zur aufzunehmenden Nahrung und bringt seine Fermente mit. In der Tat hat die Blase kein Loch wie Eudes-Deslonchamps meinte, sondern es ist das Sekret des Darmepithels (siehe Sekretion), das er in die Muschel tropfen sah, ein Sekret doppelter Beschaffenheit: berufen durch Gift die Beute zu töten [6]), durch Ferment sie zu verdauen. Hat der Seestern Asterias glacialis, den wir an der Hand der Darstellung von Schiemenz beobachteten, wie er mit Hilfe seiner Arme und Saugfüßchen eine Venus öffnete, deren entblößten Weichkörper seinem Munde genähert, so stülpt er seinen Magen über die Beute aus, umhüllt sie und verdaut sie innerhalb 8½ Stunden [7]). Die Lappen des ausgestülpten Magens suchen an der Beute die weichen Teile auf und

[1]) Asterina gibbosa nimmt insofern eine Mittelstellung ein, als sie kleine Beute verschluckt, große aber aufnimmt, wie die oben folgenden Zeilen dies zeigen werden (Cuénot S. 41).

[2]) Eudes-Deslonchamps, Ann. Sc. nat. T. 9, 1826, p. 219.

[3]) Wären die Muscheln vor Angriff der Seesterne tot gewesen, so würden sie mindestens in vielen Fällen faulig gerochen haben.

[4]) Mit Ausnahme der Astropectiniden, denen denn auch die Falten des Magens fehlen!

[5]) Mac Andrew and L. Barret, Ann. Mag. nat. Hist. (2) Vol. 20, 1857, p. 43.

[6]) Neben der Beobachtung Eudes-Deslonchamps wird die Giftwirkung der Sekretion bestätigt durch W. Heß (Die wirbellosen Tiere des Meeres. Hannover 1878 siehe Faust, E. S., Die tierischen Gifte. Braunschweig. Fr. Vieweg u. Sohn, 1906) und Cuénot, (l. c. S. 41). Welchen Drüsen übrigens das Sekret entstammt, das derart den Muscheln, zu ihrer Lähmung, zwischen die Schalen eingelassen wird, weiß man nicht. Cuénot spricht von einem giftigen Schleim (Glaire). Solch giftigen Schleim vermag nach Cuénot (Arch. Biol. T. 11, 1891, p. 313) auch die Haut abzuscheiden (p. 381).

[7]) Die Venus war 3,7 cm lang; eine Auster von 2,5 cm Durchmesser wurde in 4 Stunden verdaut.

bedecken in der Regel nicht die harten Stellen. Der Fisch, von dessen Fang wir hörten, kann natürlich nur stückweise von den 5 Magensäcken eingehüllt werden. Sie drücken sich gegen den Schwanz des Fisches und fangen an, ihn zu verdauen, obwohl der Fisch von Zeit zu Zeit heftige Anstrengungen macht zu entkommen. Im Verlauf von 6 oder 8 Stunden ist

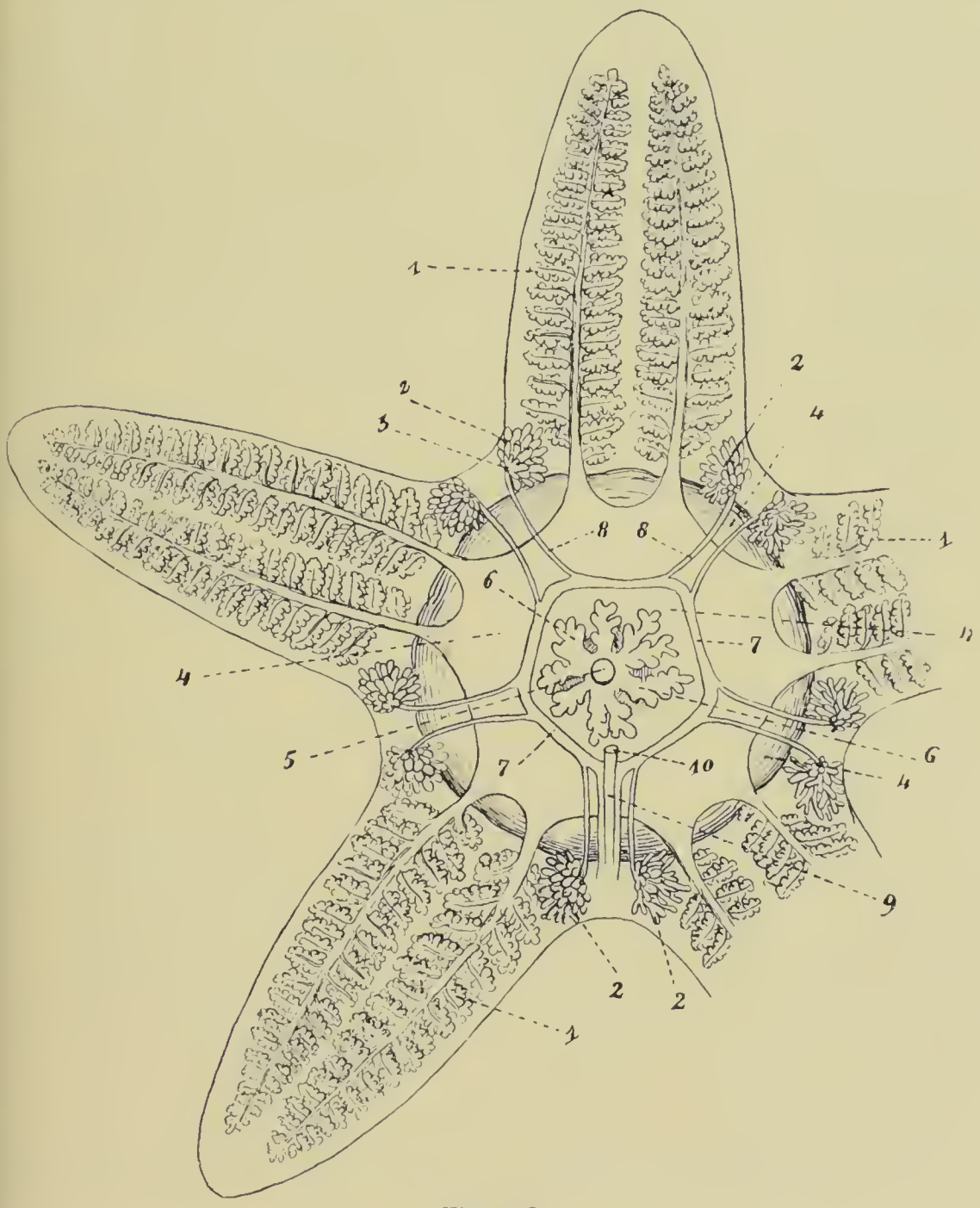


Fig. 112.

Darmkanal und Geschlechtsorgane eines Seesternes schematisch. 1 Armdivertikel des Darmes, 2, 3 Gonaden. 4 Magensack, 5 After, 6 Rectaldivertikel (nach Lang).

das hintere Viertel des Fisches in der Regel völlig verdaut, der Rest wird fallen gelassen (Jennings, S. 89).

Ob die gelösten Stoffe unmittelbar absorbiert oder in den oberen Magen transportiert werden, steht noch dahin. Aller Wahrscheinlichkeit nach aber findet unmittelbare Absorption nicht statt, wir ersehen das

schon aus der komplizierten Anordnung des übrigen Verdauungsapparates[1]). Es scheint wahrscheinlicher, daß die gelöste Substanz in den oberen Magen hinaufgesogen wird, vielleicht durch ein Steigrohr, welches die 5 Säcke durch gegenseitiges Aneinanderlegen bilden. Es wäre dies leicht zu beobachten.

B. Die übrigen Darmgebilde und die Vorgänge in ihnen.

Die Form des Magens lernten wir schon kurz im vorigen Abschnitt kennen. Vom oberen Magenabschnitt (oberhalb der Ringfurche), wenn ein solcher vorhanden ist, bei afterlosen Seesternen vom oberen Teil des ungegliederten Magens, zweigen bei allen Seesternen, eine der Zahl der Arme entsprechende Anzahl von Schlauchpaaren ab (Fig. 112). Diese, also meistens 5 Paar „Radialblinddärme", verlaufen horizontal in den Armachsen. Sie können getrennt, oder mit gemeinsamem Ansatzstück in den Magen münden (letzteres z. B. bei Asterias). Diese Schlauchpaare reichen weit in die Arme hinein und weisen bald nach ihrem Austritt aus dem Magen eine große Zahl feiner Verästelungen auf. Durch je doppelte Mesenterien sind sie an der dorsalen Körperwand (in Scheibe und Arm) befestigt. Im Prinzip zeigt das Epithel, und überhaupt die Wand der Schläuche gleiches Verhalten wie beim Magen. Doch scheinen in den Blinddärmen die Körnerdrüsenzellen vorzuherrschen[2]). Tiedemannsche Taschen (Ludwig) werden Blasen genannt, zu denen sich die (proximalen) Anfänge der Blinddärme erweitern können. —

Im Magen dürfte auf alle Fälle die eigentliche Verdauung stattfinden; gleichgültig ob ganze Beuteobjekte verschluckt wurden (Astropectiniden etc.), oder ob jene 5 Blasen durch Zusammenschluß gleichsam einen Magen außerhalb des Körpers um die Beute bildeten. Auch dann dürfte ja der externe Prozeß sich auf eine Art Einschmelzung der Gewebe beschränken, die eigentliche Vorbereitung zur Absorption aber dem Mageninnern überlassen bleiben.

Die Fermente: 1. Proteasen. Nach dem, was wir über die Nahrungsaufnahme der Seesterne hörten, kann über das Vorhandensein einer Protease in den Verdauungsorganen dieser Tiere kein Zweifel sein. In der Tat gelang der Nachweis einer solchen, mehreren Autoren. Zuerst Léon Fredericq[3]) bei Asterias rubens. Er extrahierte die Armblinddärme. Der Extrakt verdaut gekochtes (und rohes) Fibrin bei alkalischer und neutraler Reaktion, wenig oder gar nicht bei saurer Reaktion. Später wurden diese Angaben von anderen Autoren bestätigt und erweitert[4]): Es wurden Albumosen, Peptone, Leucin und Tyrosin als Produkte der Verdauung gefunden[5]). Bei der Selbstverdauung von Magen und Radiärblinddärmen, von Astropecten aurantiacus, vermochte O. Cohnheim[6]) zwar Leucin und Tyrosin, nicht aber Albumosen und Peptone nachweisen, es scheint also, daß die Weiterspaltung

[1]) Cuénot, Arch. Zool. expér. (2) T. 5 bis, Suppl. Mém. 2.

[2]) Frenzel und Cuénot sprechen sogar von ausschließlichem Vorhandensein von Schleim- und Körnchenzellen. Siehe aber den Abschnitt Absorption.

[3]) Fredericq, Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391.

[4]) Griffiths, A. B., Proc. R. Soc. London Vol. 44, 1888, p. 325; Chapeaux, Marcellin, Bull. Acad. Belgique Ann. 63 (3) T. 26, 1893, p. 227; Stone, American Naturalist Vol. 31, 1897, p. 1035.

[5]) Tryptophan fand sich angeblich nicht (Chapeaux, Krukenberg), daß es sich aber wird finden lassen, ist kaum zu bezweifeln.

[6]) Cohnheim, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 9.

der letztgenannten Körper sehr schnell vor sich geht. Nach Clerc übt der Blindsackextrakt von Asterias glacialis eine leichte Labwirkung aus[1]).

Die Reaktion des verdauenden Saftes. Der Extrakt aus den Blinddärmen reagiert nach Chapeaux alkalisch, während das reine Sekret nach Stone schwach sauer reagiert. Roaf[2]) fütterte Asterias rubens mit Patellen, die durch Kongorot gefärbt worden waren. Nach 3½ Stunden zeigten sich Magen- und Blinddärme purpurn gefärbt (keine freie Säure). Späterhin (nach 14 Stunden) soll allerdings blaue Färbung das Vorhandensein freier Säure in den Blinddärmen angezeigt haben. Hauptsache bleibt, zur Zeit der Verdauung war sie nicht vorhanden. —

2. Wirkung auf Kohlehydrate. Amylase wurde von Fredericq, Griffiths, Chapeaux und Clerc bei Seesternen nachgewiesen. Chapeaux z. B. vermochte mit Hilfe seiner Blinddarmextrakte aus roher oder gekochter Stärke Glukose zu gewinnen[3]). Stark wirkendes Invertin (Invertase) wies Cohnheim nach. Nach seinen Untersuchungen ist es wahrscheinlich, daß dieses Ferment bestimmt ist, ein Kohlehydrat aus Beutemollusken[4]) zu spalten, das ohne zu reduzieren doch süß schmeckt. Näher bestimmt wurde die Substanz nicht. [5])

3. Lipase, Fettverdauung. Griffiths, Stone und Clerc geben an, eine Lipase gefunden zu haben, Chapeaux erhielt zum mindesten Emulsion von Öl durch seine Extrakte.

Nach Chapeaux soll das Fett die Darmwand in Form einer Emulsion durchsetzen (siehe unten) und in den Blutzellen der Periviszeralflüssigkeit (Leibeshöhle) erst verdaut werden.

C. Die Sekretion des Saftes.

Der ursprünglichen Ansicht von L. Fredericq, daß nur die Blindschläuche Ferment sezernieren, treten die anderen Autoren entgegen (Chapeaux, Cohnheim, Clerc). Cohnheim (l. c. S. 49) wies Proteasen im Magen durch allerdings geringfügige Selbstverdauung dieses Organes nach (Astropecten aurant.)[6]). Chapeaux fand Protease und Amylase in Extrakten aus dem Magen und sogar aus dem Ösophagus, ja, nach Clerc soll der sorgfältig ausgewaschene Enddarm einen Extrakt liefern, dem Amylase- und Invertinwirkung zukommt. Daß in allen diesen Teilen (Ösophagus, Magen, Blinddärme, aber auch Enddarm) neben Becher- (Schleim-) Zellen auch Körnchenzellen gefunden wurden, hörten wir schon. Zu diesen letzteren wollen wir uns wenden:

---

[1]) Clerc, C. R. Soc. Biol. Paris T. 56, 1904, p. 798. Clercs Versuche, eine Protease nachzuweisen, hatten nur geringen Erfolg (schwaches trypsinartiges Ferment, Gelatinase, in den Blinddärmen von Asterias glacialis, kein Tryptophan).

[2]) Roaf, H. E., Journ. Physiol. London Vol. 39, 1910, p. 438.

[3]) Als Nahrungskohlehydrate kommen die Reservestoffe der Beute (insbesondere der Mollusken) in Betracht.

[4]) Tapes, Peeten und Cytherea wurden untersucht.

[5]) Nach Clerc (C. R. Soc. Biol. Paris T. 56, 1904, p. 798) geben 3 ccm Glycerinextrakt (1 Vol. Blinddarmbrei + 5 Vol. Glycerin + Thymol) + 10 ccm einer Rohrzuckerlösung von 10% + ½ ccm einer Thymollösung von 10% bei 38° innerhalb 24 Stunden 0,037 g reduzierender Substanz, entsprechend mit Enddarmextrakt 0,015 g.

[6]) Im herauspräparierten Magen erleidet Muschelfleisch nach Cohnheim keine Verdauung. Als beweisend gegen die Annahme einer Fermentsekretion, wird man diesen Versuch nicht ansehen wollen.

Die Körnchenzellen (Drüsen- oder Sekretionszellen)[1]). Nach Cuénot sind die Drüsenzellen lang (70—180 μ), an ihrer Basis stark verschmälert. Das Sekret tritt in Form kleiner, lichtbrechender Kügelchen auf. Diese sammeln sich an der distalen Front der Zellen an; die genannte Zellfront gewinnt durch diese Anhäufung Keulenform. Nach Frenzel geht die Sekretion wie folgt vor sich: Zellen des Darmepithels entstehen an dessen Basis, schieben sich zwischen den „Cylinderzellen" (Resorptionszellen) hindurch und wandern ins Darmlumen aus. Er nennt diese Gebilde „Wanderzellen". Auch die Schleimzellen sollen derartige Bewegungserscheinungen zeigen (farblose Wanderzellen im Gegensatz zu den Fermentzellen mit farbigem Sekret).

Bei den anderen Autoren habe ich (für Seesterne) eine Bestätigung dieser Meinung nicht finden können. Wir werden aber bei anderen Echinodermen von solchen „Wanderzellen" hören, die an der Sekretion beteiligt seien, ja nach manchen, ohne dem Darmepithel anzugehören, in dieses erst einwandern sollen! —

D. Die Absorption.

Wir müssen zuerst untersuchen, welche Rolle bei der Absorption die radiären Blinddärme spielen. Frenzel und, im Jahre 1887 auch Cuénot (Arch. Zool. expér. (2) T. 5. bis, Suppl. Mém. 2) sind der Ansicht, daß die Cöka lediglich sekretive Funktion haben, Nahrung niemals in sie eindringe. Neben Schleimzellen sollen sich nur Fermentzellen im Epithel dieser Darmteile finden (Frenzel, Cuénot)[2]). Offenbar ist das nicht richtig. Frenzel[3]) selbst sagt: „Viele Zellen enthalten nur farblose Fetttröpfchen, die sich sowohl in Alcohol absol. wie in Chloroform lösen und in Osmiumsäure, wenn auch etwas langsam, bräunen. Andere aber spärlichere Zellen besitzen außer dem Fett noch hellbraune Kugeln in überwiegender Masse, und außerdem kommen zahlreiche Zwischenformen vor, wo das Fett überwiegt." (Astropecten aurantiacus l. c. S. 105). Daß es sich hier in der Tat um zweierlei Zellen handeln dürfte, macht K. C. Schneider (Lehrbuch, S. 652) wahrscheinlich, der bei Echinaster sepositus[4]) wohl unterschiedene „Nährzellen" (Resorption) neben Schleim- und Eiweiß- (Ferment-) Zellen beschreibt. „Die Nährzellen sind, wie auch die Drüsenzellen, sehr lange und sehr schlank cylindrische Elemente mit zarter fädiger Membran, innerer Stützfibrille, basalwärts gelegenem Kern und einer Geißel, die in Verlängerung der Stützfibrille liegt."

Mittlerweile haben Chapeaux[5]), Cuénot[6]) und Cohnheim[7]) die Absorption in den Blinddärmen erwiesen. Diese Autoren verfüttern Farbstoffe und weisen sie später in den Blinddärmen, ja gelöste Farbstoffe

[1]) Cuénot, Arch. Zool. expér. (2) T. 5 bis, Suppl. 1887, Mém. 2; Arch. Biol. T. 11, 1891, p. 313; Frenzel, Johannes, Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt., 1892, S. 81; Hamann (Bronns Klassen und Ordn.); K. C. Schneider, Lehrb. der vergl. Histol.

[2]) Siehe auch Hamann, Otto, Beiträge zur Histologie der Echinodermen 2, Die Asteriden anatomisch und histologisch untersucht. Jena 1885.

[3]) Frenzel, Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt. 1892, S. 81.

[4]) Bei Astropecten liegen die Verhältnisse ähnlich.

[5]) Chapeaux, Bull. Acad. Belgique Ann. 63 (3) T. 26, 1893, p. 227.

[6]) Cuénot, C. R. Acad. Sc. Paris T. 122, 1896, p. 414; Arch. Zool. expér. (3) T. 9, 1901, p. 233.

[7]) Cohnheim, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 9. Vgl. auch den oben mitgeteilten Versuch von H. E. Roaf, Journ. Physiol. London Vol. 39, 1910, demzufolge verfüttertes Kongorot in die Blinddärme dringt.

und Fett in ihren Absorptionszellen nach (Chapeaux, Cuénot). Nach Verfütterung von Carminfibrin findet Chapeaux (S. 228) schon nach 12 Stunden rote Körnchen in der Cökalwand und der Leibeshöhle.

Der Anteil des Magens an der Absorption ist nicht bekannt.

E. Der Enddarm mit seinen Anhängen. After und Kot.

An den Magen setzt sich, immer in der senkrechten Achse des Tieres, der kurze Enddarm an. Auch er entsendet Blinddärme, die allerdings von geringer Größe sind, die „Rectaldivertikel". Bei den afterlosen Astropectiniden sitzen diese Cöka gleichfalls oben am Magen. Diese Blinddärme sind ihrem Baue nach vorherrschend drüsig (Körnchenzellen), Schleimzellen fehlen (Cuénot).

Ein After fehlt nur den Astropectiniden. Er liegt bei den anderen Familien stets etwas exzentrisch (nie genau im Apicalpole), in demjenigen Interradius, welcher auf die Madreporenplatte, in der Richtung des Uhrzeigers gesehen, folgt. —

Sehen wir davon ab, daß Clerc[1]) angibt, im Enddarm Fermente gefunden zu haben, so ist über die soeben beschriebenen Gebilde physiologisch nichts weiter mitzuteilen. Die von Milne-Edwards angenommene exkretive Funktion der Rectaldivertikel wird von Cuénot bestritten. Sie enthalten nach ihm eine bräunlichgelbe Flüssigkeit mit Sekretkügelchen und ausgestoßenen Zellen (Ferment?).

Der After spielt nach Cuénot bei den Seesternen keine bedeutende Rolle; sind größere Reste (Schalen) zu entleeren, so geschieht dies bei den afterbesitzenden Seesternen wie bei den Astropectiniden durch den Mund (Magenausstülpung). Der After ist denn auch sehr klein. —

F. Weiteres Schicksal der Nahrung.

Zur Aufnahme der absorbierten Nahrung kommt die Leibeshöhlenflüssigkeit (Periviszeralflüssigkeit) und Spalträume („Lacunen") im Bindegewebe in Betracht. Auch der Darm besitzt solche „Blutlacunen", die vielleicht Absorpta aufnehmen[2]). Ein Teil der Nahrung gelangt jedenfalls in die Leibeshöhle. So nach Chapeaux[3]) das Fett, welches, wie wir hörten, emulgiert, nicht aber verdaut, die Darm- (Cöka-) Wand durchsetzen soll, um in der Leibeshöhle von den Blutzellen aufgenommen und verdaut zu werden (Auftreten saurer Reaktion). Zu welchem Ende (Abbau oder Weiterbeförderung in die Gewebe) das Fett, das nun doch schon im Innern des Organismus sich befindet, in den Blutzellen noch einer Spaltung unterworfen wird, erfahren wir nicht. —

G. Reserven, Hunger.

Da die Seesterne lange ohne Nahrung leben können, so hält Cuénot es für wahrscheinlich, daß gleich wie bei vielen anderen Echinodermen reservestoffführende Organe vorhanden sind. Wo aber diese Reserven zu

[1]) Clerc, C. R. Soc. Biol. Paris T. 56, 1904, p. 798, Amylase, Invertin.

[2]) Cuénot hat mit besonderer Berücksichtigung der Absorption diese Lakunen beschrieben (C. R. Acad. Sc. Paris T. 122, 1896, p. 414). Auf Schnitten sieht Cuénot neben zelligen Elementen, Gerinnsel. Bei Holothurien (siehe unten) bestreitet Cohnheim die analoge Bedeutung des Blutgefäßsystems für die Ernährung.

[3]) Chapeaux, Bull. Acad. Belgique Ann. 63 (3) T. 26, 1893, p. 227.

finden sind, wissen wir nicht. Fett fand sich, wie wir hörten, in den Blinddarmzellen, allein es soll ja nach Chapeaux von hier in die Blutzellen (der Periviszeralflüssigkeit) gelangen, und da es daselbst verdaut wird, so ist es nicht wahrscheinlich, daß es dauernd in diesen Zellen bleibt. Auch Glykogen soll sich in den Blinddärmen nicht finden[1]). So kommt Cuénot[2]) zur Annahme, daß die lebenden (bindegewebigen) Bestandteile des Hautskeletts Reservestoffe speichern (S. 426). Beim Schlangenstern Ophiactis virens fand er in der Tat daselbst Zellen mit Reservematerial (Eiweißreserven).

II. Die Schlangensterne.

Die Schlangensterne haben kaum je zu verdauungsphysiologischen Untersuchungen gedient. Sie sind den Seesternen äußerlich ähnlich, nur sind die fünf Arme stets scharf von der flachen, kreisrunden Scheibe abgesetzt. Die Verdauungsorgane dringen nicht in die Arme ein. Der mit Skelettstücken („Zähnen") umstellte Mund liegt im Zentrum der ventralen Scheibe. Er führt in einen Magensack. Enddarm, After, Blinddärme fehlen. Durch Längsfalten bildet der Magen 10 Taschen, die sich den Formen des Skeletts anpassen.

A. **Nahrung und Nahrungsaufnahme.** Die Schlangensterne sind Räuber, ihre Beute sind kleine Würmer, Muscheln, Rinde von Hornkorallen (Ludwig-Hamann in Bronn), bei Amphiura squamata fand Cuénot[3]) Crustaceen im Magen. Den Nahrungserwerb beschreibt J. v. Uexküll[4]) bei Ophioglypha lacertosa. Die Tiere „sind sehr gefräßig. Man muß sie durchschnittlich jeden Tag mit Fischstückchen füttern, um sie bei vollem Wohlsein zu erhalten. . . Sobald die Witterung der Nahrung den Schlangenstern erreicht, beginnt er mit der nächstgelegenen Armspitze zu wedeln, dann wölbt sich sein Mittelkörper hoch auf und mit einem Sprung begibt er sich auf die Jagd." Berührt eine Armspitze den Bissen, so rollt der Arm sich spiralig um diesen, rollt sich weiter (nach unten) ein, bis die Beute dem Mund übergeben werden kann. Oder aber (bei anderen Formen) die Ambulakralfüßchen besorgen den Transport zum Mund (vgl. das über die Seesterne Gesagte), indem sie sich gegenseitig den Bissen zuschieben, der dann im Zickzack von der Armspitze zum Munde wandert (Ophiotrix fragilis). Das Witterungsvermögen ist wahrscheinlich in den Füßchen lokalisiert.

Durch die Wirkung der Zähne, deren Kauleistung minimal ist, gelangt die Nahrung durch den Mund in den Magen (Cuénot S. 415).

B. Über die **Magenverdauung** ist nicht das Geringste bekannt. Die Fermentsekretion wurde von Frenzel[5]) beobachtet; sie dürfte sich ähnlich wie bei den Seesternen abspielen (braune Sekretgranula, Auswanderung der reifen Zellen).

C. **Absorptionszellen** werden nicht beschrieben. Frenzel glaubt sogar, daß die jungen Fermentzellen absorbieren. Doch werden neuere Untersuchungen hierüber Aufklärung zu bringen haben[6]).

---

[1]) Stone, E. A., Amer. Natural. Vol. 31, 1897, nach K. C. Schneider.
[2]) Cuénot, Arch. Biol. T. 11, 1891, p. 313.
[3]) Cuénot, Arch. Biol. T. 11, 1891, p. 313.
[4]) v. Uexküll, Zeitschr. Biol. Bd. 46, S.-A.
[5]) Frenzel, Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt., 1892, S. 81 (siehe auch Hamann, Jena, Zeitschr. Nat. Bd. 23, S. 233.)
[6]) Auch Hamann spricht nur von einer Zellart. Bei Ophiocoma sp. und Ophioderma longicauda fand Frenzel zweierlei Zellarten im Magen.

D. Die **Defäkation** erfolgt durch den Mund. Der Magen kann sich zwar nicht, wie bei den Seesternen, ausstülpen, ist aber durch Eigenbewegung befähigt, Nahrungsreste nach außen zu befördern. v. Uexküll beobachtete, wie kleine auf die Magenschleimhaut gestreute Sandkörner nach dem Munde transportiert wurden, wo sie dann durch eifriges Auf- und Abklappen der Füßchen entfernt wurden.

E. Wir erwähnten schon **Nahrungsreserven** (Eiweiß) im Bindegewebe der Hartteile bei Ophiactis virens (Cuénot S. 426).

III. Die Haarsterne (Crinoidea, Pelmatozoa).

Die Haarsterne sind „Stachelhäuter, welche mit der Mitte ihrer apikalen Fläche dauernd oder vorübergehend befestigt sind, so daß die orale Fläche mit dem Mund in der Mitte nach oben schaut" (Lang, Lehrbuch). Am Rande des, die Eingeweide enthaltenden apikalen Skelettkelches befinden sich die, mit gegliederten Anhängen (Pinnulae) versehenen, meist verzweigten, einrollbaren Arme. Oralwärts tragen die Arme eine Furche mit Ambulakraltentakeln (Ambulakralfüßchen) und Flimmerzellen. Die Furchen treten auf die Mundplatte (Kelchdeckel) über und führen zum Mund, um ihn eine Ringfurche bildend.

Die Crinoideen sind vorwiegend auf kleine Wesen als Nahrung angewiesen, die sie sich, gleich so vielen anderen Tieren, einstrudeln [1]). Diese Kleinwesen gelangen in die Nahrungsrinne der Arme, angezogen durch den Strudel, den der Wimperschlag der Flimmerzellen, vielleicht auch der Schlag der Ambulakralfüßchen verursacht. Sie wandern längs der Rinne zum Munde, wo sie von besonderen Mundtentakeln dem Darm übermittelt werden. Über die Verdauung ist nichts bekannt.

IV. Die Seeigel (Echinoidea).

Die Form der regulären Seeigel (die uns vornehmlich beschäftigen) ist annähernd einer Kugel vergleichbar, die an einem Pole, dem Mundpole, erheblich abgeflacht ist. Die hierdurch entstehende Fläche nennen wir Mundfläche. Gebilde, den Armen der Seesterne vergleichbar, fehlen durchaus. Neben den Ambulakralfüßchen sind es hier die Stacheln, durch welche das Tier Bewegungen in größerem Maße auszuführen vermag. Sie sind nach allen Seiten beweglich. In der Mitte der Mundfläche befindet sich der Mund. Seine Beweglichkeit wird dadurch gewährleistet, daß die Haut in seinem Umkreise (im sog. Mundfelde) nachgiebig ist. Es fehlt hier meist das harte Hautskelett.

Ein After ist stets vorhanden und befindet sich an dem, dem Mundfelde entgegengesetzten Pole, dem Apikalpole, in etwas exzentrischer Lage. Mund und After werden durch einen gewundenen, in der Leibeshöhlenflüssigkeit badenden Darm verbunden, der anselmlichere Verzweigungen, denen der Seesterne vergleichbar, nicht aufweist.

Die irregulären Seeigel weichen von der fast völlig radiären- (kugeligen) Form sehr wesentlich ab: Sowohl Clypeastriden als Spatangoiden neigen dem bilateral-symmetrischen Typ zu, wobei der After und bei den Spatangoiden auch der Mund, seinen Platz im entsprechenden Pole

[1]) Protozoen, Diatomeen, Algen. Cuénot S. 415; Carpenter, The Voyage of H. M. S. Challenger Vol. 11, 1884.

verläßt (der Mund wandert „nach vorn", der After „nach hinten"). Den Spatangoiden fehlt ein Kauapparat. Dafür bildet bei ihnen der Schalenrand um den Mund zwei „Lippen". Die Unterlippe ist löffelartig ausgehöhlt und ragt stark vor.

A. Die Nahrung und ihr Erwerb.

Die Nahrung der Seeigel ist sehr mannigfach. Wir kennen Formen, die lediglich von pflanzlicher Kost leben, daneben aber ausgesprochene Räuber.

1. Pflanzenfresser. Nach Angabe L. Cuénots[1]) (S. 415) sind die meisten Seeigel Pflanzenfresser, und zwar leben sie von Algen, die sie mit ihren Zähnen abweiden. (Auch Agassiz, Fewkes etc.) Auf Schnitten durch Därme von Strongylocentrotus, Echinus etc. fand Cuénot stets Zellen pflanzlichen Ursprunges. Das gewaltige Gebiß dieser Tiere dient dann nicht selten lediglich dazu, kleine Algen, die auf Muschelschalen, oder der Glaswand des Aquariums Rasen bilden (Diatomeen, Palmellen), abzuschaben. (Noll[2]) bei Echinus microtuberculatus).

Die Irregulären dürften meist Seesand mit den darin enthaltenen Kleinwesen und organischen Resten aufnehmen. Die Clypeastriden bohren mit ihren Zähnen im Boden, als wie mit einer Schaufel (Agassiz). In ihrem Darme findet man Sand mit Diatomeen und Radiolarien. Die Spatangoiden sind völlig an das Leben im Sande angepaßt[3]). Wir hörten, daß ihnen der komplizierte Kauapparat der anderen Seeigel fehlt. Das Organ, mit dem sie sich den Sand verschaffen, ist die Unterlippe (der hintere untere, das Mundfeld begrenzende Schalenrand), die löffelartig ausgehöhlt, stark vorragt. Im Sande vergraben, in einer Höhle, die erhärteter Schleim, den Sand verkittend, am Einsturz hindert, durch einen Kanal mit dem Seewasser zum Zwecke der Atmung verbunden, braucht der Herzigel (Echinocardium caudatum) „um zu fressen . . . bloß mittels seiner kräftigen Füße, die hinter dem Munde liegen, ein paar Schritte zu machen, wobei die pflugscharartige Unterlippe den Sand vor ihm aufwühlt. Dabei quillt ihm die mit Sand vermischte Nahrung direkt in den Mund" (v. Uexküll, Umwelt etc. S. 127). Sand findet sich denn auch stets im Darm dieser Tiere, einem Darme, der, dem Gewicht des Sandes Rechnung tragend, mit besonders dicker Wandung und starken Mesenterien versehen ist. —

2. Fleischfresser. Die Jagd[4]). Als Beute fleischfressender Seeigel werden zahlreiche Tiere aufgezählt: Mollusken, Krebse, Würmer (Bronns Klassen und Ordn.). So konnte Eisig ein Exemplar von Echinus lividus mit einem Wurm füttern, Dohrn sah Toxopneustes brevispinosus sich von Squilla nähren. Ähnlich Sphaerechinus (v. Uexküll). Prouho[5]) gibt als Nahrung von Dorocidaris papillata folgende Tiere an: Schwämme, Gorgoniden, Fische, Kruster und Anneliden. Von Interesse ist die Art,

[1]) Cuénot, Arch. Biol. T. 11, 1891, p. 313.

[2]) Noll, Zool. Garten, Jahrg. 22, 1881, S. 171. Roaf (Journ. Physiol. London Vol. 39, 1910, p. 438) erbringt den Nachweis, daß Echinus esculentus (neben Algen) auch tierische Nahrung aufnimmt. Muskulatur von Patella, Pecten, ferner Balanus und Fibrin. Scott (30th ann. Rep. Dep. Marine, Fisheries. 1901, Suppl.) hält Echinus für rein pflanzenfressend, Chadwick (Liverpool Marine Biological Committee III, Echinus, 1900, p. 13) für ausschließlich carnivor.

[3]) v. Uexküll, J. Zeitschr. Biol. Bd. 49, 1909, S. 309; Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin, Springer, 1909.

[4]) Siehe auch Roaf, Journ. Physiol. London Vol. 39, 1910, p. 443.

[5]) Prouho, Arch. Zool. expér. (2) T. 5, 1886, p. 213.

wie sich die schwerfälligen Tiere solch flüchtiger Beute bemächtigen. Als Organe hierzu besitzen sie die kurz angedeuteten Stacheln, dann Ambulakralfüßchen mit Saugscheiben, vergleichbar denen der Seesterne, endlich kleine Zangen, Pedicellarien, die ähnlich wie die Pedicellarien der Seesterne gebaut, hier stets dreizinkig sind. v. Uexküll unterscheidet bei Seeigeln mehrere Arten dieser Gebilde, die verschiedenen Zwecken dienen, einige beteiligen sich am Beutefang [1]).

a) Stacheln spielen nach H. Eisig [2]) eine Hauptrolle beim Fang lebender Beute (eines Wurmes) durch Echinus lividus. „Kaum hatte der Wurm den Echinuskörper berührt, so bewegten mehrere seiner Stacheln sich so gegeneinander, daß sie mit den Spitzen die Beute festhielten" Die Stacheln, die dem gleichen Meridian angehören, wie die fangende Gruppe, die also den direkten Weg der Beute zum Munde besetzen, nehmen den erst fangenden Stacheln das Tier ab, übergeben sie den folgenden, bis der Mund erreicht ist, der sich öffnet, den Wurm aufzunehmen. —

b) Hingegen scheint nach A. Dohrn [3]) Toxopneustes sich beim Fange von Squilla mantis (Heuschreckenkrebs) hauptsächlich der Saugfüße zu bedienen. Der Seeigel macht sich an seine flinke Beute heran. Eine große Anzahl Muschelschalen, mit denen er sich die apikale Seite völlig bedeckt, die Schalen mit den Saugfüßchen festhaltend, sollen nach Dohrn dazu dienen, den Räuber zu verstecken, besser, zu maskieren. Es sieht aus, „als käme ein Haufen Muscheln daher." Erst werden nun die, der Beute benachbarten Füßchen auf jene aufgesetzt, und durch immer weiteres Aufsetzen unter ständigem Nachrücken des Seeigels alle Fluchtversuche unmöglich gemacht. Der Räuber verankert sich nun mit einem Teil der Füßchen an der Wand des Aquariums und mit den anderen Füßchen zieht er den Kruster zum Munde.

c) Die Pedicellarien. Zwei Formen von Pedicellarien beteiligen sich am Beutefang: die langen dünnen, leichtbeweglichen „Klappzangen" mit drei platten Branchen und die kurzen, kräftigen „Beißzangen" mit drei hakenförmig gebogenen Branchen (Fig. 113).

Die Beißzangen treten in Funktion, die Saugfüßchen unterstützend, wenn es sich um Beute handelt, deren dünne Beine und feine Chitinhaare für sie Gelegenheit zum Angriff bieten, während die Klappzangen, auf viel schwächere Reize eingestellt, flinke, vorbeischwimmende Beute (vielleicht Anneliden) zu packen berufen sind [4]).

Die drei Arten von Fangorganen unterstützen einander, je den Umständen sich anpassend.

3. Ein sehr eigentümliches Verhalten gewisser Seeigel versucht Hesse [5]) bei Echinus lividus als Nahrungsaufnahme zu deuten. Diese Tiere pflegen sich in die mehr oder weniger dicken Krusten einzubohren, welche Kalkalgen (Lithothamnium polymorphum) auf Felsen bilden. Hesse sah die genannte Art, sowie Echinus miliaris die Schalen toter Muscheln anfressen. Der durch das Gebiß abgekratzte Kalk war dann späterhin im Darme der Seeigel, zu feinem Staub verarbeitet, zu finden. Ob diese

[1]) Bezüglich der Physiologie aller dieser Gebilde sei auf den neuromuskulären Abschnitt verwiesen. (Bd. 3).

[2]) Eisig, Kosmos Bd. 8, 1883, S. 128.

[3]) Dohrn, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 25, 1875, p. 457.

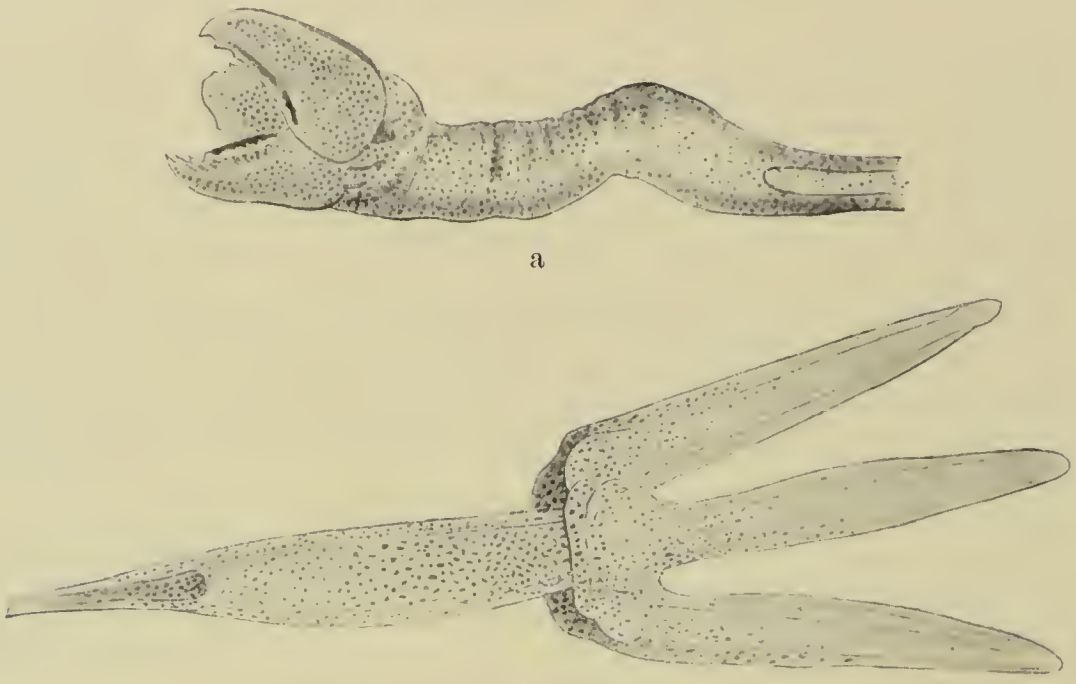
[4]) v. Uexküll, J., Zeitschr. Biol. Bd. 37, 1899; Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin, Springer, 1909. S. 112.

[5]) Hesse, Ann. Sc. nat. Zool. (5) Vol. 7, p. 257.

kalkreichen Substanzen wirklich als Nahrung aufgenommen werden, ist nicht mit Sicherheit zu behaupten. Einmal könnte es sich darum handeln, den Tieren den, zum Bau ihrer Schale nötigen Kalk zuzuführen, andererseits enthalten die genannten Gebilde, neben Mineralien, auch (N-haltige) organische Substanz: eine Muschel- (Austern-) Schale 0,5%, die genannten Kalkalgen 1,05—1,5%. Daß das Einbohren in die Kalkalgenkrusten auch ein Schutzmittel gegen die Brandung sein kann, und daß ferner diese Seeigel auch anderweitige Nahrung aufnehmen, darf nicht übersehen werden.

B. Die Nahrungsaufnahme.

Über die Nahrungsaufnahme, die bei großen Beuteobjekten (Squilla mantis durch Toxopneustes) lange Zeit in Anspruch nimmt (mehrere



a

b

Fig. 113.

Echinus acutus, zwei Formen von Pedicellarien. a Beißzange, b Klappzange (nach v. Uexküll aus Biedermann).

Tage) [1]), liegen genauere Angaben nicht vor. Handelt es sich um kleinere Beute, so scheint der Rand der Mundhaut (die Lippen) sich an der Aufnahme zu beteiligen, sich nach der Seite hin, von der die Fangorgane die Beute zum Munde befördern, rüsselartig verlängernd [1]).

Der Kauapparat der regulären Seeigel. („Laterne des Aristoteles".) Die wichtigste Rolle bei der Nahrungsaufnahme dürfte dem eigenartigen Kauapparate zufallen, den wir uns kurz ansehen müssen. Es handelt sich, den Apparat als Ganzes genommen, etwa um eine fünfseitige hohle Pyramide. Die Spitze der Pyramide bilden die Zähne, sie liegt also am Munde, während die Basis apikalwärts (dem Rücken des Tieres zu) gerichtet ist. Dieses Kaugerüst befindet sich nicht innerhalb des Vorderdarms, sondern es umgibt ihn dergestalt, daß der Vorderdarm die hohle Pyramide in ihrer Achse durchsetzt. So befindet sich der Kauapparat in der Leibeshöhle, richtiger in einem, von der Leibeshöhle durch

[1]) Dohrn, A., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 25, 1875, S. 457.

eine Membran (Membrana limitans laternae) abgetrennten Raum[1]). Die Spitzen der Zähne aber durchbohren die Wand der vorderen Mundhöhle, die sich ja, „Lippen" bildend, in die Haut des Mundfeldes fortsetzt.

Für die Einzelheiten des Baues des Kaugerüsts auf die anatomischen Bücher verweisend, muß folgendes zum Verständnis seiner Funktion hier genügen (Fig. 114): Die fünfseitige Pyramide, von der wir sprachen, besteht hauptsächlich aus fünf Stücken, die, etwa eine dreiseitige Pyramide darstellend, je mit einer Seitenfläche sich an den Nachbar anlegen, den Einzelfächern einer Orange vergleichbar. Jede dieser Einzelpyramiden

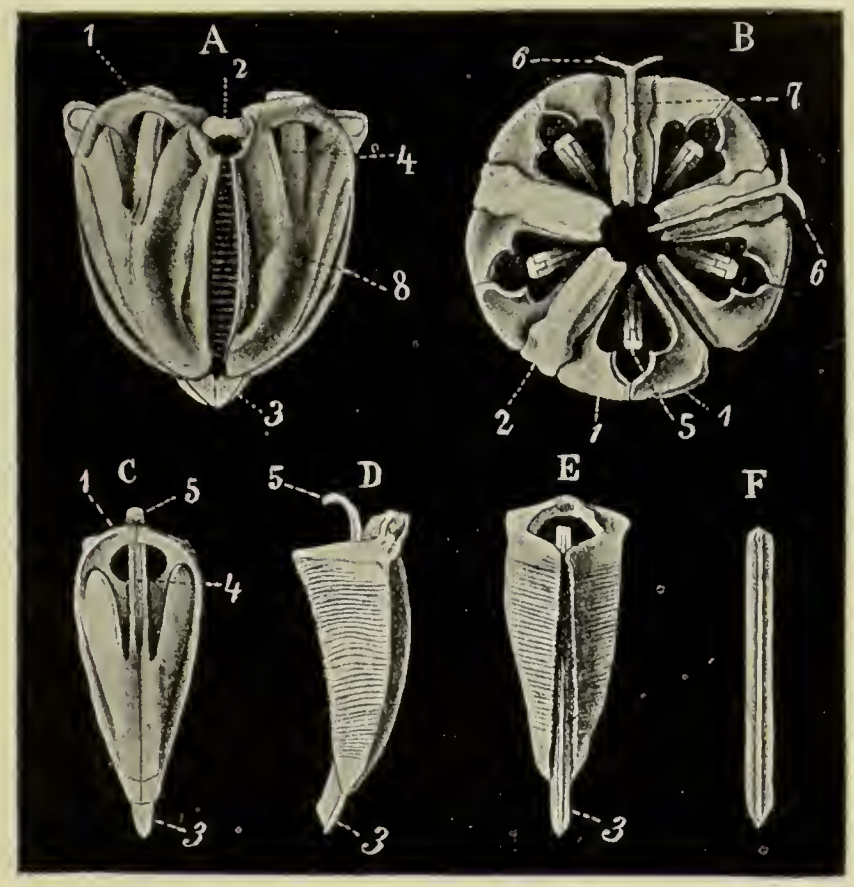


Fig. 114.

Kauapparat eines Echinus, A im Profil, B von der apicalwärts gerichteten Basalseite, C eine Einzelpyramide von außen, D von der Seite, E von innen, F Zahn, 1 Arcus, 2 Zwischenkieferstück, 3 frei vorragender Teil der Zähne, 4 mittlerer Teil eines Zahnes, 5 oberer Teil eines Zahnes, 6 die Äste eines Gabelstückes, 7, 8 Einzelpyramiden oder Kiefer (nach Lang).

können wir als eine Art Halter auffassen, in den der Zahn fest eingelassen ist, dessen scharfe freie Spitze zugleich die Spitze der Pyramide bildet. An den (kompliziert gestalteten) Halter setzen sich die Muskeln an, welche den Kauapparat bewegen. Der ganze Apparat ist bewegungsphysiologisch von großem Interesse, da er eines der wenigen Beispiele für bewegte Skelettteile ist, die nicht um einen festen Punkt als Hebel schwingen: Der Raum zwischen den erwähnten Berührungsflächen der Einzelpyramiden wird ausgefüllt von Muskulatur, die sich zwischen den beiden Nachbarn jeweils ausspannt. Hierdurch können die fünf Halter und damit die fünf Zähne einander genähert werden. An dem eigens hierzu

[1]) Vgl. den Abschnitt über Atmung (Bd. 2).

gestalteten, das Mundfeld umgrenzenden Schalenrand, sind Muskeln befestigt, berufen, den ganzen Apparat vor- und zurückzuziehen. (Vorstoßmuskeln: vom Schalenrand zur Pyramidenbasis (Fig. 115, 10); Rückziehmuskeln: von Vorsprüngen, die vom Schalenrand dorsalwärts ragen („Aurikel", 8) zur Pyramidenspitze, dem Ende des Halters, aus dem der Zahn frei hervorragt (11).) Endlich dient eine Vorrichtung, die Zähne zu spreizen: Es liegen auf der Basis der Gesamtpyramide (also dorsal) je zwischen zwei Einzelpyramiden im ganzen fünf Skelettstückchen, zusammen etwa den fünf Speichen eines Rades, dessen Achse der Öso-

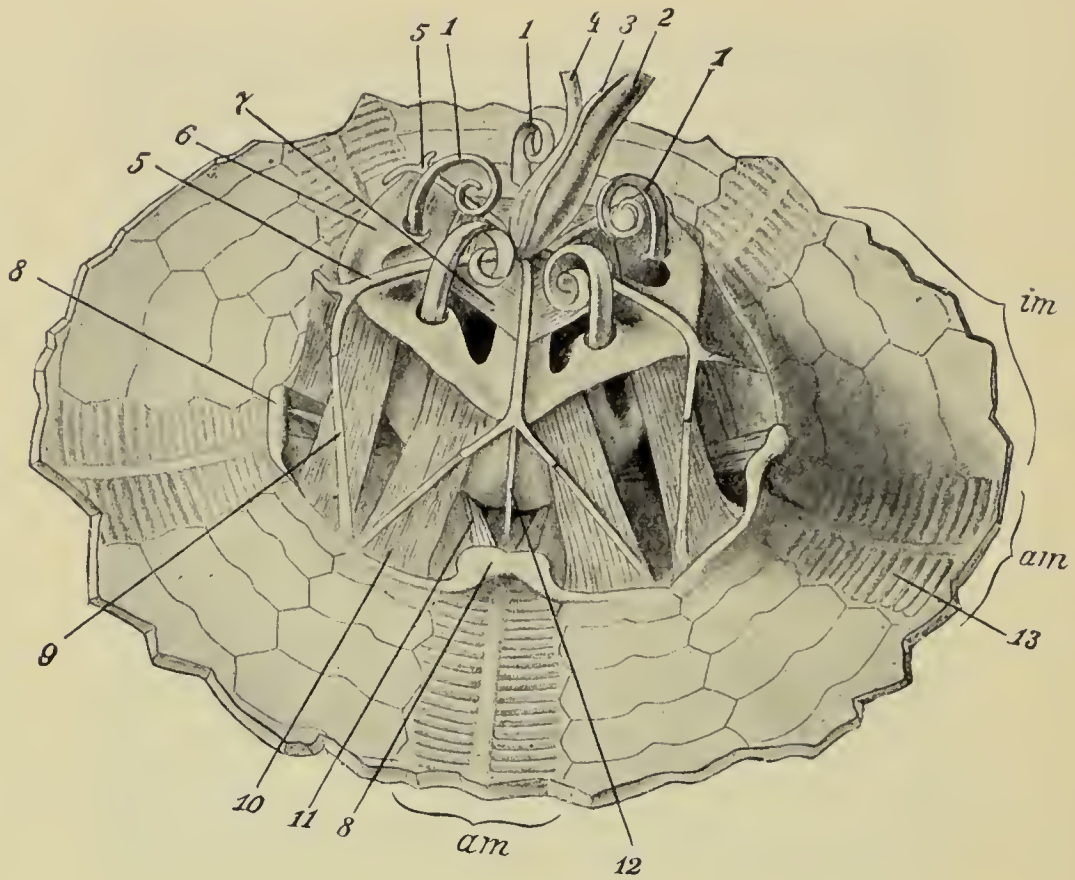


Fig. 115.

Kauapparat eines Seeigels (Toxopneustes) in seiner natürlichen Lage in der Mitte der herausgebrochenen Oralseite der Schale. 1 Zahnwurzel, 2 Darm, 3 Nebendarm (?), 4 Axensinus mit Steinkanal, 5 Gabelstücke, 6 Arcus einer Einzelpyramide, 7 Gabelstückmuskeln, 8 perignathische Apophysen (Aurikel), 9 Bänder der Gabelstücke, 10 Vorstoßmuskeln, 11 Rückziehmuskeln, 12 Radialkanal des Wassergefäßsystems, 13 Ampullen, im Interambulacrum, am Ambulacrum. Die Laternenmembran fehlt (nach Lang).

phagus wäre, vergleichbar (Rotulae oder Zwischenkieferstücke (Fig. 114, 2)). Nach v. Uexküll[1]) werden diese durch Muskeln zwischen je zwei Einzelpyramiden gedrückt, diese auseinanderdrängend, spreizend[2]).

Die Bewegungen, welche der Apparat auszuführen vermag, sind mannigfach. So z. B. besteht das Abkratzen der Unterlage, um Algenrasen

[1]) v. Uexküll, Mittl. zool. Stat. Neapel Bd. 12, 1897, S. 463.

[2]) Zu diesem Zwecke sind die Rotulae peripher an den beiden Nachbareinzelpyramiden eingelenkt, so daß ihr zentrales Ende eine Hebelbewegung von oben nach unten ausführen kann. Die Bewegung nach unten, bewerkstelligt durch je zwei Muskelpaare (Mm. rotulae interni et externi), drückt die Rotulae von innen her zwischen die Pyramiden, diese spreizend. Vorstoßen, Rückziehen etc. der „Laterne" werden erst durch die Nachgiebigkeit der Mundmembran ermöglicht.

abzuweiden, aus: 1. Vorstoßen der gespreizten Zähne und gleichzeitigem Schluß, 2. Rückziehen mit Spreizen. Cohnheim[1]) beobachtet, wenn er Sphaerechinus granularis, durch ein Rohr, Flüssigkeit durch den Mund in den Darm laufen läßt, Hebe- und Senkbewegungen des Apparates. Dieses Vorstoßen des geöffneten und Zurückziehen des sich schließenden Gebisses dürfte auch dazu dienen, von größerer Beute Bissen abzubeißen und zu verschlucken [2]). Jede Einzelpyramide soll aber auch einzeln beweglich sein. —

C. Der Darm und seine Leistungen.

Der Darm verläßt den Kauapparat, steigt ziemlich vertikal in die Höhe (apikalwärts), biegt dann oralwärts und nach außen um, erreicht die Schale und verläuft in der Richtung des Uhrzeigers (wenn man das Objekt vom Munde her betrachtet) längs der Schale, bis er ungefähr einen Umgang um die Hauptachse des Tieres gemacht und etwa die halbe Höhe

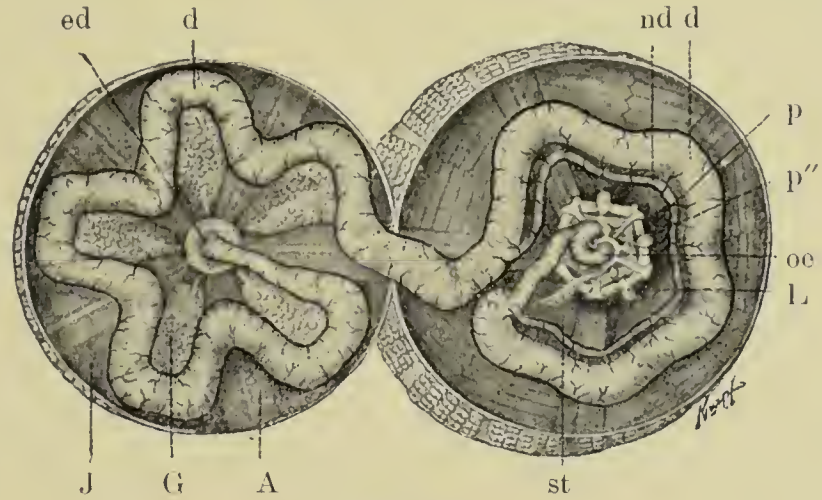


Fig. 116.

Seeigel im Äquator aufgeschnitten. A Ambulacrum, J Interambulacrum, L Laterne des Aristoteles, oe Ösophagus, d Darm, nd Nebendarm, ed Enddarm, st Steinkanal, p Wassergefäßring mit Ausstülpungen, p″ Ausstülpungen der Laternenmembran (beide werden als Polische Blasen bezeichnet), G Geschlechtsorgane (aus Hertwig).

des Tieres erreicht hat. Dann biegt er im scharfen Knie um, beschreibt einen zweiten Umgang um die Tierachse in umgekehrter Richtung, wie der erste, und erreicht so den apikalen After. Auf seinem ganzen Verlauf längs der Schalenwand, ist er an dieser durch zarte Mesenterien befestigt (Fig. 116).

Man pflegt den Darm wie folgt einzuteilen: Der „Schlund" durchsetzt den Kauapparat, um oberhalb dieses, sich durch eine kreisförmige Einschnürung von der „Speiseröhre" (auch Magendarm genannt) abzusetzen. Den Namen Speiseröhre läßt die Anatomie gelten bis zu dem Punkte, wo der Darm die Leibeswand erreicht. Hier tritt der Name „Mitteldarm" in sein Recht. Der letzte Teil, nach dem zweiten Umgang, durchsetzt schief die Leibeshöhle als Enddarm, der in den After übergeht.

Da, wo der „Mitteldarm" beginnt, zweigt von ihm ein sogenannter „Nebendarm" ab, läuft neben dem Hauptdarm, ihm bei den Regulären

[1]) Cohnheim, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, S. 9.
[2]) Roaf, H. E., Journ. Physiol. London Vol. 39, 1910, p. 438.

auf der Innenseite genau anliegend, her, und mündet gegen das Ende des ersten Umganges wieder in den Mitteldarm. Er zeigt im wesentlichen gleichen Bau wie der Mitteldarm selbst. Man schreibt ihm eine Rolle bei der Atmung zu.

Bei den Spatangiden setzt sich da, wo der Schlund in den Darm übergeht, ein Cökum an den Darm an.

Überblick über den Bau des Seeigeldarms: (nach Cuénot[1]). Wir finden in allen Darmteilen Wimperepithel, an welches sich nach außen Basalmembran, Bindegewebe, Muskularis und Coelomepithel anschließen. Schon in Schlund und Speiseröhre fand Hamann[2]) neben „indifferenten Zellen" Drüsenzellen, die möglicherweise Schleim zu sezernieren berufen sind. In der Tat fand Roaf[3]) bei Echinus esculentus die aufgenommene Nahrung in Gestalt rundlicher Ballen von 2—4 mm Durchmesser, zuweilen schon im „ersten Teil" des Darmes von einer dünnen schleimigen Hülle umgeben.

Die Zellarten des Mitteldarms sollen uns im Zusammenhang mit dessen Funktion beschäftigen.

Die Verdauung. Nach Roaf geht innerhalb des Darmes die Verdauung derart vor sich, daß die schleimige Hülle der kleinen Nahrungsballen, als Kapsel erhalten bleibt, ihr Inhalt aber mehr und mehr durchscheinend wird, um schließlich wohl fast vollständig gelöst und absorbiert zu werden.

1. Allgemeines über den Darmsaft der Seeigel und dessen Wirkung auf Eiweiß. Die Wirkung von Säften oder Extrakten aus Seeigeldärmen ist wenig untersucht. Es scheint festzustehen, daß der Saft, der sich im Darme von Echiniden sammelt, nicht ausgesprochen sauer aber ebensowenig ausgesprochen alkalisch ist (Krukenberg [bei Toxopneustes lividus und brevispinosus], Roaf[4])), und daß er Fibrin zu verdauen imstande ist. (Krukenberg bei Toxopneustes.) V. Henri[5]) fand bei Spatangus purpureus im Blinddarm, der, wie erwähnt, in den Mitteldarm mündet, da wo er sich an den Ösophagus ansetzt, 3—4 ccm einer braungelben Flüssigkeit, die sehr schwach sauer reagiert, durch Alkohol und durch Kochen aber fällbar ist. Diese Flüssigkeit verdaut gekochtes Eierklar, Fibrin und Gelatine.

2. Wirkung auf Kohlehydrate. Amylase: Neben Krukenberg gelang es Otto Cohnheim[6]), in der Darmschleimhaut von Seeigeln (Sphaerechinus granularis) eine starke Amylase nachzuweisen. Auch V. Henri fand eine solche im Safte des Spatangencökums. Invertin

[1]) Cuénot, Arch. Biol. T. 11, 1891, p. 413.

[2]) Hamann, Jenaer Zeitschr. Nat. Bd. 21, 1887, S. 87.

[3]) Roaf. Journ. Physiol. London Vol. 39, 1910, p. 438. In der Regel dürfte die Schleimhülle um die Nahrungsballen allerdings erst im Mitteldarm auftreten.

[4]) Echinus esculentus: alkalisch auf Dimethylamidoazobenzol, Lackmus. Kongorot: keine freie Säure. Sauer auf Phenolphthalein; nach Verfütterung aller dieser Stoffe. Neutralrot zeigt an, daß der Darminhalt zunächst ganz schwach sauer wird (Übergang von Speiseröhre zum unteren Darmumgang, etwa 4 Stunden nach Fütterung), so schwach, daß Lackmus diese Reaktion nicht einmal anzeigt. Späterhin, im Mitteldarm, tritt Alkalinität auf.

[5]) Henri, C. R. Soc. Biol. Paris T. 55, 1903, p. 1316. Clerc vermißte bei Spatangus purpureus ein gelatineverflüssigendes Ferment (C. R. Soc. Biol. T. 56. 1. 1904, p. 798).

[6]) Cohnheim, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 9.

fand Cohnheim (auch Clerc), wenn auch nicht von starker Wirkung, bei Sphaerechinus granularis. Während der Verdauung konnten Cohnheim und Henri bei ihren Objekten Amylase auch in der Leibeshöhle nachweisen (Fermentabsorption?).

3. Lipase wurde von Clerc (siehe S. 254, Fußn. 5) bei Spatangus purpureus gefunden.

D. Die Sekretion des Saftes[1]).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß neben den bewimperten indifferenten Zellen, im Mitteldarm der Seeigel körnerführende Gebilde sich nachweisen lassen. Diese Zellen gelangen (ganz oder teilweise) mit ihren Körnern in das Darmlumen (Hamann, Frenzel), und die sich hier lösenden Körner dürften das Ferment liefern. Die Körner sind zinnober- bis ziegelrot gefärbt; ihre Farbe verschwindet mit der Zeit in Alkohol. 30—40 Körner sind in jeder Zelle enthalten (Frenzel); sie schwärzen sich nach Hamann durch Osmium. Nach Frenzel bilden sich diese Zellen (wohl durch Teilung) an der Basis des Epithels und von da wandern sie mit eigentümlichen amöboiden Bewegungen zwischen den Epithelzellen hindurch, bis zur Epitheloberfläche, um schließlich, das Epithel verlassend, wie angedeutet, das Darmlumen zu erreichen. Frenzel gibt an, bei Sphaerechinus lividus diese Wanderung der Fermentzellen („Wanderzellen") im Leben beobachtet zu haben. Im Hunger treten die Zellen in verminderter Zahl auf.

Daß diese „Wanderzellen" im Darmepithel selbst entstehen, ist übrigens keineswegs bewiesen. Saint-Hilaire[2]) fand in der Leibeshöhlenflüssigkeit von Strongylocentrotus lividus, Sphaerechinus granularis und Arbacia aequituberculata unter anderen Formelementen, auch solche mit roten Körnern, vergleichbar denen des Darmes. Er glaubt, daß diese Gebilde, ein Produkt des Peritonealepithels, aus der Leibeshöhle in die Darmwand einwandern. (Siehe die Sekretion bei den Holothurien.)

Nach Frenzel sind auch die oben erwähnten Schleimzellen wandernde Elemente, die sich von den Fermentwanderzellen durch ihre Farblosigkeit auszeichnen. Sie finden sich hauptsächlich in den beiden vorderen Darmabschnitten. Ob sie mit den „Vorderdarmdrüsenzellen" Hamanns identisch sind, und ob sie wirklich Schleim (Schleimhülle der Nahrungsballen) sezernieren, ist nicht mit Sicherheit anzugeben.

E. Die Absorption.

Wir müssen annehmen, daß (zum mindesten) der ganze Mitteldarm resorbiert. Henri[3]) findet bei Spatangus purpureus, dessen Darm prall mit Sand und feinen Schalen erfüllt ist, das Cökum stets frei von diesen Stoffen, und wie wir hörten, mit Verdauungssaft erfüllt. Der Nebendarm soll der Atmung dienen (Beobachtung rhythmischer Kontraktionen dieses Teiles durch V. Henri). Über seine etwaige Anteilnahme an der Verdauung ist mir nichts bekannt.

---

[1]) Hamann, Otto, Beiträge zur Histologie der Echinodermen, Heft 3; Anatomie und Histologie der Echiniden und Spatangen. Jena 1887; Frenzel, Johannes, Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt., 1902, S. 81.

[2]) Saint-Hilaire, Travaux Soc. imper. Naturalistes. St. Pétersbourg T. 27, 1897, livre 3, p. 221.

[3]) Henri, C. R. Soc. Biol. Paris T. 55, 1903, p. 1316.

Neben den, der Sekretion dienenden „Wanderzellen" finden sich im Mitteldarm der Seeigel lange fadenförmige Wimperzellen, denen sicher die Aufgabe der Absorption zufällt. Sie weisen bräunliche Färbung auf, die von stark gefärbten braunen Körnchen verursacht wird. In einem Falle erschienen nach viertägigem Hunger diese Zellen heller als in der Norm (Frenzel). So mögen diese Körner als Absorpta (Reserven) anzusprechen sein [1]).

F. Kot und Kotabgabe.

Die Entleerung des Seeigeldarms im Hunger scheint lange Zeit zu beanspruchen, nach 4—6 Tagen ist der Darm noch nicht ganz leer (Cohnheim). Die Exkremente erinnern in ihrer Form an Raupenkot: kleine, mit Schleimmembran versehene kugelige Ballen. (Roaf, Echinus esculentus). Nach v. Uexküll[2]) wird bei Arbacia pustulosa und Sphaerechinus der Inhalt des Enddarms durch Überdruck in der Leibeshöhle nach außen befördert, einen Überdruck, den kräftiges Einziehen der Mundhaut verursacht.

Die Exkrementkügelchen, die in großen Mengen abgegeben werden, enthalten eine, dem Darm entstammende Substanz, welche die Stacheln automatisch veranlaßt, sie vom Afterpole zu entfernen, so daß sie schließlich vom Tiere herabfallen [3]). Bei Arbacia pustulosa findet sich diese Mechanik nicht; hier besorgt die Brandung die Reinigung des Tieres, das im Aquarium dann auch in der Regel an Verunreinigung zugrunde geht.

G. Weiteres Schicksal der Nahrung, Reservestoffe.

Die verdaute Nahrung konnte Cohnheim in der Leibeshöhlenflüssigkeit nicht nachweisen, deren Inhalt aus Wanderzellen und „nahezu reinem Seewasser" bestehen soll [4]).

Es wird von verschiedener Seite angenommen, daß die Absorpta in die Wanderzellen der Leibeshöhle gelangen.

List [5]) fand Eiweißkrystalle in den Kernen der farblosen Wanderzellen, Krystalle, die er freilich nicht als Stoffreserven ansieht. Cuénot[6]) aber beschreibt in den Wanderzellen Granula verschiedener Art und Färbung, die er als Reservestoffe deutet, geeignet, einem Seeigel, auch ohne Nahrungszufuhr, lange das Leben zu erhalten [7]).

Die Frage nach der Bedeutung der verschiedenartigen Einschlüsse von Wanderzellen bedarf dringend eingehender Untersuchungen.

---

[1]) Frenzel wagt nicht diesen Schluß zu ziehen, da es ihm unwahrscheinlich erscheint, daß Verdauungsprodukte schon in den Darmzellen selbst zu festen Ballen abgelagert werden. Tatsächlich findet solch ein Prozeß bei Wirbellosen in der Regel statt.

[2]) v. Uexküll, J., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 12, 1896, S. 466.

[3]) v. Uexküll, J., Zeitschr. Biol. Bd. 39, 1910, S. 73. Die Mechanik dieses Stachelreflexes beschäftigt uns im Abschnitt über Nervensystem.

[4]) Cohnheim, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 9.

[5]) List, Anat. Anz. Bd. 14, 1897, S. 185.

[6]) Cuénot, Arch. Biol. T. 11, 1891, p. 313.

[7]) Bezüglich der Granula in Wanderzellen etc. der Leibeshöhle, siehe auch Cohnheim, l. c. Frenzel (l. c.), Saint-Hilaire, Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg T. 27, 1897, p. 221. Saint-Hilaire konnte nach Injektion von Fettemulsionen in den Darm, keine Anreicherung von Fett in den Zellen nachweisen.

V. Die Holothurien.

Die Holothurien sind in der Richtung der Hauptachse walzen- oder wurmförmig gestreckt, mit mehr oder weniger ausgesprochener Bilateralsymmetrie des Körpers. Der Mund befindet sich meist an dem Vorderende, der After am Hinterende der Hauptachse. Statt der im Mundpole abgeflachten Kugel, als welche wir Seeigel auffassen können, finden wir hier die Mund-Afterachse (Hauptachse) verlängert, den Querdurchmesser aber bis zu der angedeuteten Walzen- oder Gurkenform verkürzt. Derart ist an eine Ortsbewegung auf dem Mundpole nicht zu denken; wie ein Wurm oder eine Schnecke kriecht die Holothurie in der Richtung der Hauptachse (auf der Seite). Der Bewegung dienen meist Saugfüßchen, und da die Haut lederartig weich, nur mit eingelagerten Kalkstückchen versehen ist, so kann Bewegung auch durch die ansehnlichen Längs- und Ringmuskeln, die sich in einzelnen Zügen unter der Haut befinden, ausgeführt werden.

A. Nahrung, Nahrungserwerb und Nahrungsaufnahme.

Die Holothurien sind für die Aufnahme kleiner Beute eingerichtet, die sich teils im Sande befindet (Aspidochiroten), teils aber durch besondere Arme gefangen wird (Dendrochiroten). „Im Darminhalt," sagt Ludwig (Bronn) „findet man außer kleineren und größeren Sand- und Schlammteilen, die Reste von kleinen Mollusken, Crustaceen, Würmern, Moostierchen, Korallen, Quallen, Foraminiferen, Radiolarien, Diatomeen, seltener von kleinen Fischen."

Bezüglich der Art, sich die Nahrung zu verschaffen, beschränken wir uns auf die Aspidochiroten (z. B. Gen. Holothuria) und die Dendrochiroten (z. B. Gen. Cucumaria).

Die Tentakeln (oft fälschlich „Fühler" genannt) sind umgebildete Ambulacralfüßchen, es sind also hohle, muskulöse Schläuche, deren Lumen mit dem Wassergefäßsystem in Zusammenhang steht. Die Flüssigkeit dieses Systems, deren Druck nach Bedarf reguliert werden kann, ermöglicht nicht nur das Vorstrecken dieser einziehbaren Organe, sondern bildet, wenn sie unter starkem Drucke steht, eine Art allseitig beweglicher Skelettachse.

1. Die Tentakeln der Aspidochiroten. (Fig. 118, 1.) Es sind meist 20 mäßig große Tentakeln vorhanden: Je auf einem gedrungenen Stiele sitzt eine schildartige Verbreiterung, welche durch Einschnitte des Randes mehr oder weniger fein gelappt erscheinen kann („schildförmige Tentakeln, Tentacula peltata"). Diese Organe arbeiten nach C. Semper[1]) wie Schaufeln, mit denen die Tiere sich Sand in den Mund schaufeln. Daß hierbei jedoch nicht wahllos vorgegangen, sondern nur ein Sand aufgenommen wird, der besonders reich ist an organischen Substanzen (kleinen Lebewesen etc.), macht Otto Cohnheim[2]) wahrscheinlich:

Der Darm von Holothuria tubulosa fand sich prall mit Sand, Stücken Holz, Pflanzenteilen, kleinen Muscheln etc. erfüllt. Es ergab sich, daß

21 g Darminhalt der Holothurie 8,1 mg N enthielten,
40 g Seesand aber enthielten nur 2,6 mg N

[1]) Semper, C., Reisen im Archipel der Philippinen II. Wissenschaftliche Resultate Bd. I, Holothurien, Leipzig 1868.

[2]) Cohnheim, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 9.

(nach Kjeldahl). Dieser Unterschied kann nur zum Teil auf Rechnung der Darmsekretionen gesetzt werden.

2. Die Tentakeln der Dendrochiroten. Meistens sind 10 baumförmige große Tentakeln (Tentacula arborescentia) vorhanden. Auffallend groß (verglichen mit den Aspidochiroten) sind vornehmlich 8 dieser Gebilde, die beiden ventralen Tentakeln bleiben klein (Fig. 117, 1).

An den in Frage stehenden Organen unterscheiden wir einen Stamm mit reich verzweigten Ästen. Die letzten Verzweigungen können mit Verbreiterungen in Form kleiner Läppchen enden. Die Funktion dieses eigenartigen Fangapparates mag aus A. Dohrns[1]) Beschreibung erhellen: „Pentacta (Cucumaria) sucht einen Stein, ein Gorgonidenbäumchen oder irgend einen anderen hervorragenden Punkt aus, auf dem sie sich festsetzt und nun monatelang sitzen bleibt. Zugleich streckt sie ihre Tentakel zu voller Höhe aus, die mit ihren zahlreichen und feinen Verzweigungen wie ein Algenbusch erscheinen. In fast rhythmischer Aufeinanderfolge zieht sich dann ein Tentakel nach dem anderen langsam und vorsichtig zusammen, biegt sich nach innen um und wird in die Mundöffnung gebracht. Sowie er darin völlig aufgenommen ist, verengert sich dieselbe, und jetzt zieht das Tier den Tentakel langsam wieder hinaus. Ehe er aber ganz heraus ist, legt sich einer der beiden, scheinbar rudimentären Tentakeln, die nebeneinander befindlich sind, über die Mundöffnung und bedeckt sie, bis ein zweiter Tentakel sich zusammengezogen, umgebogen und angeschickt hat in die Mundöffnung einzugehen. Dies Spiel der Tentakeln geht fast ununterbrochen vor sich ...“

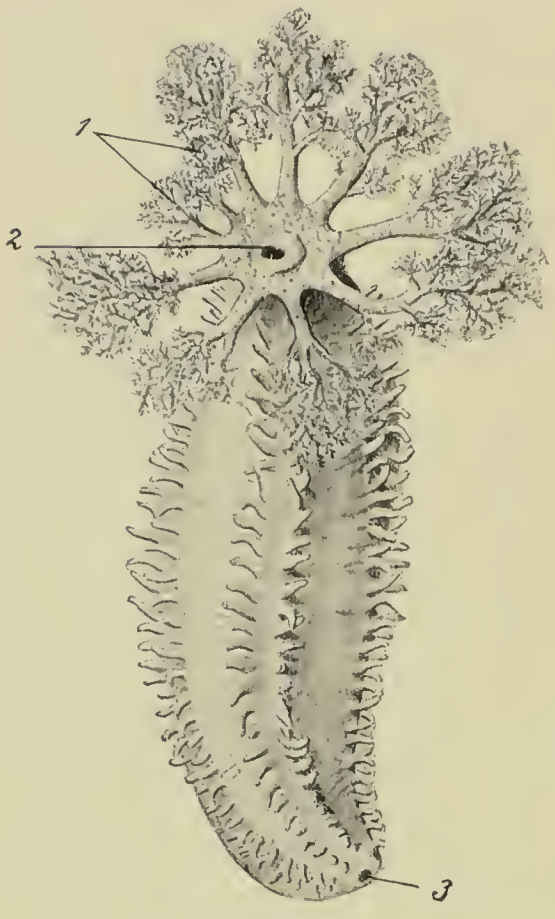


Fig. 117.

Cucumaria planci. 1 Die beiden kleineren, ventralen Mundtentakeln, 2 Mund, 3 After (nach Lang).

Da nun irgend eine andere Nahrungsaufnahme nicht beobachtet werden kann, so schließt Dohrn, daß das beschriebene Gebahren dazu dient, kleine Tiere, die sich auf dem scheinbaren „Algenbusch“ festsetzten, von den einzelnen Tentakeln mit dem Munde abzunehmen. Hierbei sollen nach O. Schmidt (Brehms Tierleben) die kleinen Tentakeln nicht nur den Mund abschließen, sondern als „Wischer“ sich an die großen Tentakeln anlegen und, während diese aus dem Munde gezogen werden, die Beute von ihnen ab in den Mund streifen. —

B. Der Darm und seine Leistungen.

1. Übersicht über den Bau der Ernährungsorgane[2]). Der Darm ist ein mehr oder weniger gleichförmiges Rohr. Er ist etwa drei-

[1]) Dohrn, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 25, 1875, S. 457.

[2]) Nach Lang. und Ludwig in Bronns Klassen und Ordnungen Bd. 2, Abt. 3. Buch 1. Leipzig 1889/92.

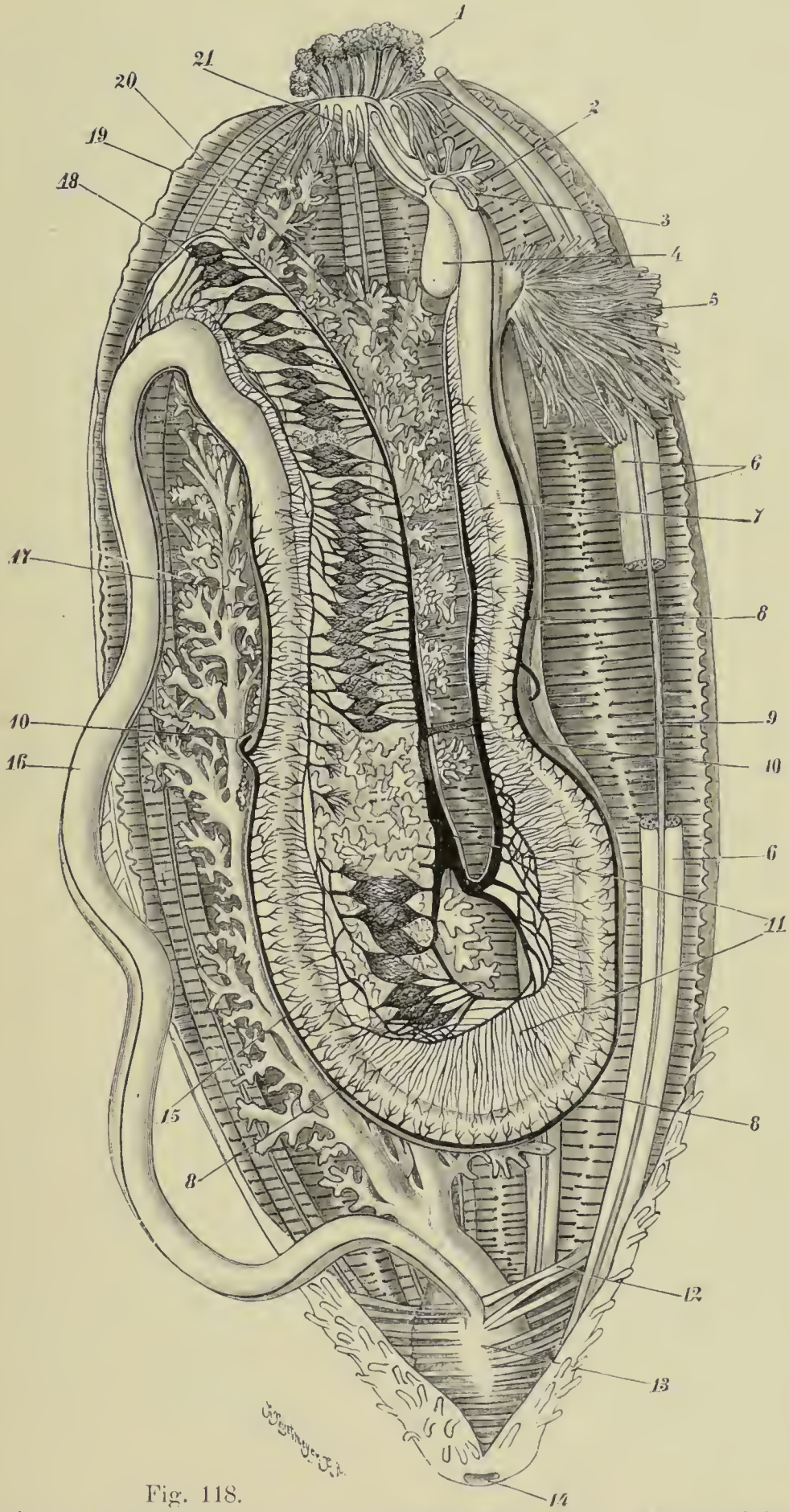


Fig. 118.

Organisation von Holothuria tubulosa. Das Blutgefäßsystem schwarz. 1 Mundtentakeln, 2 Steinkanäle, 3 Wassergefäßring, 4 Poli'sche Blase, 5 Gonade, 6 Längsmuskeln, 7 vorderer Darmschenkel, 8 ventrales Darmgefäß, 9 radiales Wassergefäß, 10 Gefäßanastomosen, 11 dorsales Darmgefäß. 12 Stränge, welche die Kloake an der Leibeswand befestigen, 13 Kloake, 14 After, 15 mittlerer Darmschenkel, 16 hinterer Darmschenkel, 17 rechter Kiemenbaum, 18 Wundernetze, 19 Radialkanal des Wassergefäßsystems, 20 linker Kiemenbaum, 21 Fühlerampullen (nach Milne-Edwards und Carus aus Lang).

mal länger als die Hauptachse des Tieres, und liegt daher in Windungen. Wir unterscheiden einen ersten absteigenden, einen aufsteigenden und einen zweiten absteigenden Schenkel. Alle drei sind durch starke Mesenterien an der Leibeswand befestigt (Fig. 118).

Auf den mit starkem Sphinkter versehenen Mund folgt ein kurzer Ösophagus (bis zum „Kalkring"), und auf diesen der gleichfalls kurze „Magendarm", der einen Teil des ersten Darmschenkels einnimmt. Er reicht bis zu einer seichten Ringfalte und ist weniger mit Gefäßen versehen (daher anders gefärbt), als die folgenden Darmteile. Bei vielen Formen (z. B. den meisten Dendrochiroten, Cucumaria u. a.) zeichnet er sich durch besonders entwickelte Muskularis aus („Muskelmagen").

Es folgt der eigentliche Mitteldarm oder „Dünndarm", der einen großen Teil beider absteigender und den ganzen mittleren (aufsteigenden) Darmschenkel ausmacht. Von größerem Durchmesser und derberer Wand als alle bisherigen Darmteile, ist der Enddarm, den man in der Regel Kloake nennt, weil die Wasserlunge bei den Arten, die eine solche besitzen, in ihn mündet. Ebenda mündet ein Drüsensystem, das „Cuviersche Organ", das bei einigen Arten vorkommt und, offenbar als Schutzwaffe, ausgestoßen werden kann.

2. Allgemeines über den Bau der Darmwand: Wir unterscheiden 1. das Darmepithel, 2. die innere Bindegewebsschicht mit den Blutlacunen, 3. die Muskelschicht, 4. eine dünne äußere Bindegewebsschicht, 5. das wimpernde Endothel der Leibeshöhle.

Im Epithel aller Darmteile sind — neben „indifferenten" — Drüsenzellen beschrieben worden. Ihre Bedeutung im Schlund ist unbekannt. Mit der sekretiven Funktion der übrigen Darmteile beschäftigen wir uns im einzelnen.

Die Verdauung.

Den Darm einer hungernden Holothurie (im sandfreien Aquarium) findet man nach Otto Cohnheim[1]) prall mit einer gelblichen, wasserklaren, fadenziehenden Flüssigkeit erfüllt, die in geringen Mengen Fermente enthält.

1. Eiweißverdauung. Über die Eiweißverdauung von Holothurien liegen zwei Arbeiten vor, die sich leider in allen Punkten widersprechen, und zwar neben der Publikation O. Cohnheims, eine solche von Paolo Enriques[2]). Nach Cohnheim ist der Darmsaft der Holothurien alkalisch, nach Enriques in der Norm sauer (freie Säure wurde nicht nachgewiesen). Cohnheim schlugen alle Versuche fehl, aus Holothuriendärmen Extrakte zu gewinnen, befähigt, rohes Fibrin zu lösen. Ebensowenig unterlagen die Därme, in geeigneter Weise aufbewahrt, der Autolyse, obwohl die Substanz der Därme anderen, fremden Fermenten gegenüber, keinerlei Widerstand zeigte. Enriques hingegen hat ein fibrinlösendes Ferment bei Holothuria tubulosa gefunden: angesäuerte Extrakte bewirken schwache Proteolyse. Darmsaft (offenbar ohne Zusatz) hingegen erzielt starke Proteolyse („effetto potentissimo." p. 34). Säurezusatz zu den Extrakten ist nicht notwendig. Sie reagieren übrigens schon an sich sauer (wohl auf Lackmus).

---

[1]) Cohnheim, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 9.

[2]) Enriques, Arch. zoologico Napoli Vol. 1, 1902, p. 1. Clerc mislang der Proteasenachweis in Extrakten von Holothuriendärmen. (C. R. Soc. Biol. T. 56.1, 1904, p. 798).

2. Verdauung von Kohlehydraten. Wesentlich energischer als die proteolytische, scheint die amylolytische und invertierende Wirkung des Holothurienferments zu sein. Cohnheim zeigt die Ausgiebigkeit dieser Wirkung durch folgende Tabelle.

Zeitdauer bis zum erstmaligen Auftreten von Reduktionsvermögen bei folgenden Gemischen:

	bei 20° C	bei 40° C
Speichel + Stärkekleister	6′	weniger als 1′
Holothuriendarmextrakt + Stärkekleister	300′	120′
„ + Rohrzucker	90′	25′
Octopusleberextrakt + Stärkekleister	60′	5′

Auch Clerc (l. c.) fand bei Holothuria tubulosa, im Darmextrakte, Amylase und Invertase.

Der oben erwähnte flüssige Darminhalt, sowie die Flüssigkeit, die den Sand des Darmes durchtränkt, zeigt die gleiche Wirkung auf Kohlehydrate, aber in geringerem Grade als Extrakte.

Cohnheim fand die erwähnten, auf Kohlehydrate wirkenden Fermente zuweilen in geringen Mengen auch in der Leibeshöhlenflüssigkeit von Holothurien (während der Verdauung).

3. Lipase wurde in Darmextrakten von Holothuria tubulosa durch Clerc nachgewiesen.

C. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

Sowohl im „Magendarm" als im „Dünndarm" sind zahlreiche Drüsenzellen beschrieben worden. Im erstgenannten Teil beschreibt O. Hamann[1]) neben langgestreckten Epithelzellen, viele reich vakuolisierte Drüsenzellen, von Kolbenform (Kolbenzellen), die ihrem färberischen Verhalten nach als seröse Drüsen, also vielleicht Fermentzellen, anzusehen sind. Nach Et. Jourdan[2]) kommen neben ihnen noch ovoide Schleimzellen vor. Im Mittel-(Dünn-)Darm fanden sowohl Jourdan als Hamann nur zwei Zellarten: neben bewimperten „cylinderförmigen" Elementen, eine einzige Art von Drüsenzellen. Hamann beschreibt sie bei Holothuria tubulosa und Cucumaria cucumis als kolbige Gebilde, die aber anders geartet seien als die Kolbendrüsenzellen des „Magendarms". Für diese Drüsen des „Dünndarms" gibt nun J. Frenzel[3]) wiederum, d. h. wie bei anderen Echinodermen an, daß sie wandern: Sie sollen am Grunde des Epithels durch Teilung entstehen, amöboid das Epithel bis zu seiner Oberfläche durchwandern, um in den Darm zu treten und sich daselbst aufzulösen (Fig. 119). Diese Zellen sind durch den Besitz roter Granula wohl charakterisiert und von „farblosen Wanderzellen" leicht zu unterscheiden, die Schleim sezernieren sollen. (Möglicherweise sind auch die Schleimzellen, die Jourdan

[1]) Hamann, Otto, Beiträge zur Histologie der Echinodermen H. 1. Die Holothurien. Jena 1884.

[2]) Jourdan, C. R. Acad. Sc. Paris T. 95, 1882, p. 565 (Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, Zool. T. 1, Nr. 6, 1883. Jourdan beschreibt im Magendarm noch eine dritte Drüsenart.)

[3]) Frenzel, Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt. 1892, S. 81.

im Magendarm beschreibt, solche farblosen Wanderelemente.) Frenzel behauptet, die amitotische Teilung, der die genannten Zellen ihren Ursprung verdanken, haben beobachten zu können. Er zweifelt denn auch nicht daran, daß wir es mit autochthonen Elementen des Darmepithels selbst zu tun haben.

Dem tritt neuerdings P. Enriques [1]) entgegen. Nach diesem Autor entsteht das Ferment überhaupt nicht im Darm, sondern in den Blutgefäßen. Wir müssen uns diese kurz ansehen. Wir hörten, daß in der inneren Bindegewebsschicht der Darmwand, Blutlacunen sich befinden. Aus ihnen gelangt das Blut durch eine Anzahl kleiner Gefäße in zwei Hauptstämme (Fig. 118), die den Darm auf seiner ganzen Länge begleiten. Man unterscheidet einen dorsalen oder mesenterialen und einen ventralen oder antimesenterialen Stamm. Beide münden vorn in das Blutgefäßsystem der Leibeswand (5 Radiärgefäße). Uns interessieren nun hauptsächlich jene kleinen Gefäße, welche die Darmlacunen mit den Darmlängsstämmen verbinden. Sie bilden an manchen Stellen, bei vielen Holothurien sogenannte Wundernetze (Aspidochiroten, aber auch manche Dendrochiroten und Molpadiden), d. h. die untereinander anastomosierenden Ge-

Fig. 119.

Holothuria tubulosa. Querschnitt durch den Darm. Das Epithel bildet hohe Wülste (eine davon abgebildet), w Wanderzellen (nach J. Frenzel aus Biedermann).

fäßchen splittern sich je zu einem reichen Netz von Capillaren (Lacunen) pfortaderartig auf, und aus diesem Netz gehen dann wieder einzelne stärkere Sammelgefäße hervor, die ihrerseits in den erwähnten Hauptlängsstamm münden. Der letztere liegt naturgemäß an solchen Stellen dem Darm nicht unmittelbar an, sondern ist von ihm durch das Netz getrennt. Solche Wundernetze bilden sich hauptsächlich am mittleren Darmschenkel aus, erstrecken sich aber auch noch oft auf den letzten Teil des ersten und den ersten Teil des dritten Schenkels (hauptsächlich Holothuria tubulosa (Fig. 118, 18)).

Enriques findet nun, daß das Epithel der netzbildenden Blutgefäße zum Teil aus den Drüsenzellen besteht, die den verdauenden Saft bilden. Die hohen Cylinderzellen dieser Blutgefäße (dem Peritonealepithel entstammend), zeigen in ihrem Innern charakteristische grünlichbraune Pigmenttropfen, die unter dem Mikroskop Ähnlichkeit mit den Fermenttropfen etwa von Mollusken haben. Die Absonderung dieser Tropfen ist abhängig vom Ernährungszustand des Tieres. Während der Verdauung findet sich nur wenig, im Hunger viel Pigment in den Zellen. In Haufen treten diese Tropfen aus den Zellen aus und gelangen in das Lumen der Blutgefäße. Nun gesellen sich zahlreiche Wanderzellen

[1]) Enriques, Arch. zoologico Napoli Vol. 1, 1902, p. 1.

zu den Tropfen, umgeben sie, und bilden schließlich fermentführende, häufig von einer Membran umschlossene Syncytien. Diese wandern in die subepithelialen Darmlacunen ein, die Wanderzellen verlassen die Tropfen, die nun ihrerseits ins Darmlumen gelangen. Sowohl der Inhalt als der Extrakt von Wundernetzen erweist sich experimentell als fermenthaltig, und zwar ist die jeweilige Fermentmenge, je nach Verpauungsphase, analog dem oben angegebenen Pigmentreichtum der Wundernetze, d. h. es findet sich viel Ferment im Hunger, wenig bis nichts während der Verdauung.

Sollten sich Enriques' Angaben bestätigen, so würde das dargetane Verhalten in seiner Absonderlichkeit von großem allgemein physiologischen Interesse sein. Es wäre auch lohnend die Widersprüche, die zwischen Frenzels und Enriques' Angaben bestehen, aufzuklären' Cohnheims Mißerfolg bezüglich der Proteolyse könnte durch Enriques. Resultate recht wohl verständlich werden. —

D. Die Absorption.

Sehen wir von den Zellen ab, die auf irgend eine Weise den Charakter von absondernden Elementen tragen, so bleibt eine große Zahl cylinderförmiger, bewimperter Zellen übrig, denen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit die Absorption zuzuschreiben ist. Während uns Angaben über den histophysiologischen Vorgang der Absorption fehlen, sind wir im Besitze zweier großer Arbeiten über die rein physiologische Mechanik der Absorption, bei den uns beschäftigenden Objekten: Von Otto Cohnheim[1]) und Paolo Enriques[2]); zwei Arbeiten, die sich leider auch in diesen Punkten häufig widersprechen. Für Cohnheim spielen bei der Resorption die Blutgefäße keine Rolle. Ein Unterschied in der Zusammensetzung von Blut und Leibeshöhlenflüssigkeit existiere nicht, und die Leibeshöhlenflüssigkeit unterscheide sich, abgesehen von ihren Formelementen, nicht wesentlich von Seewasser; organische Substanzen, wie Eiweiß, Kohlehydrate etc., in nachweislichen Mengen, fehlen. (Siehe die Seeigel. Enriques gibt an, eine schwache Biuretreaktion in der genannten Flüssigkeit haben nachweisen zu können). Während 100 ccm Seewasser 0.4 mg N. enthalten, ergab die Methode Kjeldahls für 110 ccm Leibeshöhlenflüssigkeit von Holothuria tubulosa 2,5 mg N (idem Seeigel 5,7 mg).

Cohnheim faßt nun den Holothuriendarm als membranöses Rohr auf, umgeben von einer Flüssigkeit, die dem Seewasser fast gleich ist, erfüllt mit Seewasser plus gelöster Nahrung. Diese muß daher, den Gesetzen der Diosmose folgend, ohne Zelltätigkeit in die Leibeshöhle gelangen. Um diese Annahme rein physikalischer Absorption zu beweisen, hängt Cohnheim überlebende Därme von Holothurien in Seewasser. Der Darm wird mit einer Rohrzuckerlösung gefüllt und nach 18—22 Stunden wieder untersucht. Es befindet sich noch viel Zucker im Darm, und es ist in ihn von außen durch die Darmwand Wasser eingetreten. Ein Teil des Zuckers ist resorbiert (z. T. auch invertiert), ein anderer Teil „verbrannt“ [3]), d. h. als Zucker überhaupt nicht mehr

[1]) Cohnheim, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 9.

[2]) Enriques, Arch. zoologico Napoli Vol. 1, 1902, p. 1.

[3]) Nach Cohnheim hat der Darm einen relativ sehr hohen Stoffwechsel; aus dem unmittelbar verschwindenden („verbrannten“) Zucker berechnet er, daß der Darmstoffwechsel ⅓ des Gesamtstoffwechsels beträgt (beim Hammel nach Hagemann 5,5%).

nachweisbar. In gleicher Weise, d. h. nach rein osmotischen Gesetzen, treten Jodnatrium und Natriumphosphat durch den Darm. Umgekehrt, wenn man den mit Seewasser gefüllten Darm in eine Lösung von Dextrose, Jodnatrium oder Natriumphosphat hängt, so dringen diese Substanzen in den Darm. Man kann auch z. B. Zucker in die Leibeshöhle lebender Holothurien spritzen, um ihn dann im Darme nachzuweisen. Alle diese Erscheinungen sind am toten Darme in der gleichen Weise zu beobachten, wie am lebenden; auch wird nach dem Absterben des Organs nicht langsamer „resorbiert" als vorher. Ganz anders als die gelösten Stoffe verhält sich das Lösungsmittel, Wasser: Ein Darm von Holothuria tubulosa wird mit 20 ccm Seewasser gefüllt und in Seewasser gehängt. Nach 48 Stunden befinden sich im Darm nur mehr 3—4 ccm, in einem Falle aber ist überhaupt kein Wasser mehr vorhanden, obgleich also Außen- und Innenlösung einander isotonisch waren. Die Außenflüssigkeit war entsprechend vermehrt. Dieser aktive und nur in einer Richtung sich vollziehende Transport (von innen nach außen), ist vom Leben des Darmes abhängig und sistiert, wenn das Darmgewebe abstirbt. Bei Seeigeln liegen übrigens die Dinge ganz ähnlich.

Enriques unterzieht Cohnheims Resultate einer außerordentlich scharfen Kritik, die meines Wissens unbeantwortet blieb. 1. Der scheinbar aktive Wassertransport von innen nach außen sei bedingt durch eine übermäßig große, eingeführte Wassermenge, im Verein mit zu langer Dauer des Versuchs: Das Epithel sei abgestorben und die überlebende Muskulatur habe die Wassermenge durch die feinen Öffnungen des zerfallenden Epithels nach außen gedrückt. Beim völlig abgestorbenen Darm, bei dem Wassertransport nicht mehr stattfindet, sei auch die Muskulatur außer Wirkung gesetzt, also der Faktor, der „aktiven Wassertransport" vortäuschte. Nach einigen Stunden, unter Einfüllung geringerer Wassermengen, konnte Enriques im Darm der gleichen Art (Holothuria tubulosa) keinen Wasserverlust nachweisen, der erst später, wenn die Mazeration vorschritt, infolge der Muskelverkürzung eintrat. Übrigens ist ja auch der Darm des Hungertieres stets mit Flüssigkeit prall gefüllt.

2. In gleicher Weise kritisiert Enriques die Versuche Cohnheims, welche die rein diosmotische Absorption von Zucker und Salzen beweisen sollen. Cohnheim habe die betreffenden Stoffe in zu hoher Konzentration angewandt, Zucker z. B., in Seewasser gelöst, zu 3—18 %. Diesem starken osmotischen Gefälle habe die Semipermeabilität des Darmes, d. h. also sein Widerstandsvermögen gegen den Durchtritt gelöster Stoffe, nicht standhalten können. Die Salze aber mögen ohnehin schädigend auf das Epithel wirken. Die Resultate der Versuche am Lebenden, dem Zucker in die Leibeshöhle gespritzt wurde, der dann im Darm erschien, können ebenso als Sekretions- oder Exkretionsakt gedeutet werden. (Nach meinen Erfahrungen an Arthropoden ist das sogar die wahrscheinlichere Erklärung, Jordan.)

Enriques weist nun nach, daß Absorption von Zucker auch aus isotonischen Lösungen möglich ist, eine Versuchsanordnung, bei der osmotische Kräfte gar nicht in Frage kommen. Schon nach zwei Stunden ließ sich in der Außenflüssigkeit Zucker nachweisen (im Darm war 5 % Glukose, 2 % NaCl). Ja sogar gegen das osmotische Gefälle findet Zuckerabsorption statt: Die Zucker-Salzlösung wies eine Gefrierpunktserniedrigung von $\triangle = -1{,}67^0$ auf, das Seewasser von $\triangle = -2{,}2^0$. Ist der osmotische Druckunterschied zwischen Darminhalt und Außenwasser

nennenswert, so vollzieht sich der osmotische Austausch (fast) durchaus auf Kosten von Wasser. Um dies zu beweisen, wird der Darm mit Lösung geringeren Druckes gefüllt, als das Außenwasser aufweist. Das Außenwasser enthält Cl zu 2,30 %.

	ccm Flüssigk.	Cl in %	Cl in g
Eingetragen in den Darm . . .	12,5	1,70	0,213
Nach 1 Stunde findet sich im Darm	10,2	2,13	0,217
	— 2,3		+ 0,004

Es ist also zum osmotischen Ausgleich viel reines Wasser aus dem Darm ausgetreten (2,3 ccm) bis die Konzentration im Darm fast gleich derjenigen im Außenwasser war. Aber diese Konzentrationszunahme ist fast nur durch jenen Wasseraustritt herbeigeführt, denn an Chlor traten von außen in den Darm nur 0,004 g! In der Norm ist von solch einem Druckgefälle, wie Enriques es erzielt, keine Rede, sondern es dürfte stets zwischen Darm und Leibeshöhle annäherndes Gleichgewicht herrschen; so dürfen wir also annehmen, daß die Darmwand auf diosmotischem Wege weder Salze noch Nährstoffe durchzulassen imstande ist (absolute Semipermeabilität) und daß hier wie bei anderen Tieren die Absorption eine „physiologische", dem Wesen nach uns unbekannte Leistung der Darmwand ist [1]).

E. Enddarm und Kot.

Der Enddarm (die „Kloake") scheint besondere physiologische Funktionen nicht zu haben. Sein Epithel besteht aus einer Lage abgeplatteter Zellen (Pedata). Die in ihn mündenden Organe haben mit der Ernährung nichts zu tun. Der After ist durch einen Sphinkter und andere Schutzvorrichtungen (5 Kalkplatten, die sog. Afterzähne oder Analplatten) geschützt.

Der Kot besteht aus wurstförmigen 1—5 cm langen, durch etwas Schleim gebundenen Sandbrocken (Aspidochiroten).

F. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung. Reserven.

Ließ Enriques Zucker durch den Darm einer Holothurie resorbieren, so konnte er die Substanz nicht nur im Außenwasser, sondern auch in den Blutgefäßen nachweisen. Da auch dann Zucker in die Blutgefäße des (ausgeschnittenen) Darmes gelangt, wenn dieser von fließendem Wasser umspült wird, so ist anzunehmen, daß der Zucker aus dem Darminnern unmittelbar in die Blutgefäße gelangt. Das gleiche gilt für Fett: Enriques bringt Holothurien in Seewasser mit Milch. Nach einigem Warten findet er Fetttröpfchen im Blut der Gefäße und in der Leibeshöhlenflüssigkeit. Mit der Zeit nimmt das Fett in der Leibeshöhle zu, nicht aber in den Blutgefäßen. Aus alledem ist zu schließen, daß die resorbierte Nahrung in die Blutlacunen der inneren Bindegewebsschicht des Darmes dringt und von da in die Gefäße gelangt; deren Wandung durchsetzend, erreicht sie schließlich die Leibeshöhle. Aufnahme der Substanzen (Fett) durch Wanderzellen findet nicht statt.

[1]) Ich habe geglaubt, diese kontroversen Punkte so breit darstellen zu sollen, da zu einer Entscheidung in dieser wichtigen Frage weitere Versuche notwendig sind. Auf alle Fälle stehen Enriques Resultate (für gelöste Stoffe) mehr im Einklang mit unseren allgemeinen Erfahrungen.

Leibeshöhle sowie Blutgefäße verteilen die Nahrung durch den Körper des Tieres. Die Blutgefäße bewirken eine eigentümlich oszillierende Bewegung ihres Inhaltes, die kurz nach Beginn der Verdauung am stärksten ist, wenn, zur gleichen Zeit, die Blutgefäße den stärksten Füllungsgrad aufweisen. Insbesondere scheinen die Geschlechtsorgane ihre Nahrung zum großen Teil aus den Blutgefäßen zu beziehen, sie sind reich vaskularisiert. —

Reserven. Über Reservestoffe ist wenig bekannt. Cuénot[1]) glaubt auch bei den Holothurien die Reserven in den Wanderzellen suchen zu müssen, die in großen Mengen in den Geweben zu finden sind. Es sind maulbeerförmige, körnchenreiche Elemente. In ihnen glaubt Cuénot durch Farbstoffe eiweißartige Körnchen nachweisen zu können.

Die Mollusken.

Der Kreis der Mollusken wird in folgende 5 Klassen eingeteilt: Amphineura, Gastropoda, Scaphopoda, Lamellibranchiata und Cephalopoda. Mit den Gastropoden (Schnecken), Lamellibranchiern (Muscheln) und den Cephalopoden (Tintenfischen) werden wir uns beschäftigen.

I. Die Gastropoden (Schnecken).

Die Schnecken sind Tiere, deren Organisation, verglichen mit den bisher betrachteten Formen, weitgehende Differenzierung aufweist. Sie sind ferner eine Gruppe, die sich durch große Mannigfaltigkeit der Lebensweise, und damit auch im Bau der einzelnen Organsysteme auszeichnet. Das alles gilt auch für die Ernährung und ihre Organe.

Allgemein vorhanden ist ein muskulöser Pharynx, dessen eigentümliche Bewaffnung (vornehmlich eine mit bezahnter Cutikularplatte, „Radula", überzogene „Zunge") uns eingehend beschäftigen wird. Der Vorderdarm nimmt stets die Mündung von Drüsen auf, deren Funktion je nach Lebensweise sehr verschieden sein kann. Zum ersten Male werden wir hier eine lebhafte Anteilnahme der Vorderdarmdrüsen an der Verdauung kennen lernen. Der Vorderdarm kann Kaumägen bilden. Der größte Teil des Mitteldarms ist zu einem System von Blinddärmen umgebildet, das rein morphologisch einer Drüse ähnlich sieht. Man nannte diese, übrigens bei den einzelnen Gruppen recht verschieden angeordneten Cöka, „Leber" oder „Hepatopankreas". Der „Dünndarm" pflegt in Windungen zu liegen. Der Enddarm mündet dorsal, meist rechtsseitig (neben oder in der Mantelhöhle, wo eine solche vorhanden ist.)

A. Die Nahrung und der Nahrungserwerb[2]).

1. Fleischfresser. Eine große Zahl von Arten, ja vielleicht die überwiegende Zahl, ist carnivor. Vor allem sind hier die höher stehenden

[1]) Cuénot, Arch. Biol. T. 11, p. 313.

[2]) Allgemeines nach Johnstone, George, Einleitung in die Conchyliologie. Herausgeg. v. H. G. Bronn, Stuttgart 1853; Simroth, H., Verh. V. internat. Zool. Kongr. Berlin 1901, Sekt. 5, Sitz. 3, 1902.

Vorderkiemer zu nennen (Monotocardia), die, wie wir sehen werden, mit einem Rüssel ausgestattet sind, einer wirksamen Waffe bei der Jagd. Nicht alle diese Arten sind Jäger. Viele leben ganz oder vorzugsweise von toten Tieren. So geht Buccinum auch an Krebs- oder Krabbenköder. Olivenschnecken (Oliva sp.) sollen sich nach Johnstone mit Armstücken von Cephalopoden ködern lassen. An lebender Beute kommen in erster Linie Muscheln in Betracht, für deren Verspeisung manche Vorderkiemer ganz besondere Einrichtungen zeigen (Taenioglossa siphonostomata und Rhachiglossa — Buccinum, Tritonium, Murex, Purpura. Janthinidae leben von Velellen). Auch unter den anderen Gruppen der Vorderkiemer sind viele als Räuber bekannt. Unter den Taenioglossa holostomata sind die Naticiden Muschel- und Schneckenfresser, doch sollen die Naticaarten nach Gould[1]) auch tote Fische und andere ans Ufer gespülte Tiere verzehren.

Unter den Hinterkiemern (Opisthobranchiata) nennen wir als Fleischfresser die Bulliden. Diese Tectibranchiaten sollen ganze Muscheln zu verschlucken imstande sein, und nach Sowerby[2]) hierdurch zuweilen völlig verzerrte Gestalt zeigen, „nachdem sie (Bulla aperta) eine ganze Corbula nucleus verschlungen hat, eine Muschel, welche sehr dickschalig und fast ebenso groß als sie selbst ist" (Johnstone, S. 346). Als Nahrung der Pteropoden werden kleine Kruster, Medusen, Reste toter Tiere genannt.

Carnivore nacktkiemige Opisthobranchiaten sind einmal die Äolidier (Aeolis papillosa und andere, auf Siphonophoren oder Hydroiden lebend, siehe unten. Aeolis punctata verzehrt andere Nudibranchiata). Im Magen von Tethys fand Cuvier Reste kleiner Krabben.

Auch die vornehmlich pflanzenfressenden Pulmonaten stellen einige carnivore Gruppen. Einmal die (stylommatophoren) Testacelliden. Testacella lebt im Boden und macht Jagd auf Regenwürmer. Die zur gleichen Gruppe gehörigen Daudebardia-Arten leben von Schnecken.

Vitrina (Helicolimax) lamarckii Fér., zu den Heliciden gehörig, ist hier gleichfalls zu nennen. Diese Tiere verschmähen selbst nach 14-tägigem Hunger, Blätter und andere Pflanzenstoffe, fangen und fressen aber andere Schnecken, ja ihresgleichen (Lowe[3])). Auch einheimische Vitrinen sollen animalischer Kost nicht abgeneigt sein (Vitrina pellucida: kleine Limaciden, Testacellen etc. nach Jeffreys[4])).

2. Die Pflanzenfresser. Auch die anderen Gruppen der Schnecken sind keineswegs als durchaus herbivor anzusehen. Fast in allen Abteilungen finden sich Fleischfresser, zum mindesten aber fakultative Carnivoren; ferner Arten, die von der Kleinwelt („Mikrotrophon", Simroth) des Meeres, der Brandungszone leben, wobei tierische und pflanzliche Elemente durcheinander aufgenommen werden. Manche Strombiden füllen, den Holothurien vergleichbar, ihre Verdauungsapparate mit Sand, alles Organische, das sich darin befindet, ausnützend. Sehen wir von diesen Übergängen von der Fleischnahrung zur Pflanzennahrung[5]) ab, so können wir folgende Gruppen als herbivor bezeichnen: Unter den

[1]) Gould, Rep. invert. Anim. Massach. 232 nach Johnstone.
[2]) Sowerby, Gen. of Recent and Fossil Shells nach Johnstone.
[3]) Lowe, Zool. Journ. Vol. 4, p. 342 nach Johnstone.
[4]) Jeffreys, Linn. Transact. Vol. 16, p. 506 nach Johnstone.
[5]) Zu diesen Übergängen rechnet Simroth auch die Bevorzugung von Pilzen durch viele Landschnecken.

Prosobranchiata, die Rhipidoglossa, die meisten Taenioglossa holostomata; unter den Opistobranchiata die meisten kriechenden Bedecktkiemer, und ein Teil der Nacktkiemer. Endlich die meisten Pulmonata.

Den herbivoren Meeresbewohnern dienen in erster Linie Algen zur Nahrung. Oft werden einzelne Arten dieser Pflanzen vor anderen bevorzugt: Patella pellucida lebt fast nur auf Laminaria digitata, die Aplysiden findet man auf Ulva lactuca. Auch einzellige Algen kommen als Nahrung der herbivoren Seeschnecken in Betracht. Unter den vorwiegend herbivoren Landschnecken sind nur wenige Fälle speziellerer Ernährungsweise beobachtet worden. So ernähren sich nach Stahl[1]) Limax maximus, Limax cereus und Arion subfuscus fast nur von Pilzen, (S. 571). Helix lapicida, Clausilien, Buliminus detritus (alles Heliciden) „machen sich nur in der Not an lebende Blätter heran". Ihre Nahrung sind vielmehr abgestorbene Pflanzenteile. Die Clausilien benagen allerdings hauptsächlich Kalksteine, die mit Algen- und Flechtenüberzügen bedeckt sind[2]) (Stahl, S. 580). Dahingegen sind die meisten Pulmonaten sehr wenig wählerisch. Alle möglichen Arten von Blättern und andern, ihnen zugänglichen Pflanzenteilen werden von diesen Schnecken aufgenommen. Bevorzugt werden süße Früchte und Wurzeln, Erdbeeren (Yung)[3]), Möhren (Daucus carota, nach Stahl). Im Hunger wird übrigens von diesen Tieren, insbesondere von Nacktschnecken wenig genug verschmäht. Lister[4]) sah solche Nacktschnecken Brot, Käse, Fische, Salzfleisch anfressen. Stahl konnte Limax agrestis und Arion empiricorum mit Fleisch füttern, „wie denn bei unpassender Kost diese Tiere gern übereinander herfallen, um sich gegenseitig zu zerfleischen". Weniger leicht gelingt es Helix zur Annahme von Fleisch zu bringen (Yung, Stahl), von Helix aspersa behauptet allerdings Lister sie habe einen Arion ater in der Gefangenschaft aufgefressen. Jedenfalls frißt auch Helix pomatia animalische Stoffe: Biedermann und Moritz[5]) konnten ihre Schnecken mit gekochtem Eierweiß füttern u. a. m.

Die Schnecken vermögen große Nahrungsmengen zu bewältigen; das hörten wir soeben von Bulla aperta, doch gilt das auch für die Pulmonaten: Arion empiricorum, frisch aufgelesen, verschlang innerhalb der ersten 24 Stunden 4½ g Kartoffel, was etwa dem vierten Teile des Körpergewichts der Schnecke gleichkommt. Helix pomatia fraß unter gleichen Bedingungen innerhalb derselben Zeit 1½ g Kartoffel, gleich dem 13. Teile ihres Körpergewichts, die Schneckenschale inbegriffen (Stahl). Nach längerem Hunger kann Helix pomatia nach Yung bis zu ⅕ ihres Körpergewichts verzehren.

3. Parasiten. Eine Anzahl Gastropoden lebt als Parasiten. Im einfachsten Falle halten sie sich auf Kolonien von Cölenteraten auf, die sie abweiden[6]), so Cypreenarten (Taenioglossa siphonostomata),

[1]) Stahl, Ernst, Jena, Zeitschr. Nat. Bd. 22, 1888, S. 557. Stahl nennt diese Formen geradezu Spezialisten.

[2]) Es gibt mancherlei Pulmonaten, die vornehmlich von Algen und Flechten leben, z. B. Limax arborum (Flechten). Lymnaeus und Planorbis sehaben in den Aquarien die Algenüberzüge von den Glaswänden ete.

[3]) Yung, Emile, Contribution à l'histoire physiologique de l'escargot (Hélix pomatia) Mém. couronnés et mémoires des savants étrangers Aead. Belgique T. 49, 1888, Nr. 1.

[4]) Lister, Ann. Mag. nat. Hist. Vol. 8, p. 80 (n. Johnstone).

[5]) Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1.

[6]) Das Abweiden und Ausfressen festsitzender Tiere, ist allerdings „Parasitismus" nur im weitesten Sinne des Wortes. Wir führen hier diese Beispiele nur als eine Art Übergang zu eehtem Parasitismus an.

auf Gorgoniden, Aeolidiiden auf Hydroiden, ferner auf Porpita und Velella. Der nacktkiemige Opistobranchiat Idalia elegans Leuck. nähert sich, bezüglich seines Verhaltens schon mehr demjenigen echter Parasiten. Diese Schnecke bohrt sich mit der Radula durch den Mantel von Ascidien (Polycarpa varians und Ctenicella sp.?) in das Innere des Tieres ein, das nun von innen her vollkommen ausgefressen wird. Das dauert etwa 5—10 Tage, während welcher Zeit der „Parasit" im Wirte verborgen bleibt, so daß fast nur die Kieme der Schnecke zum Vorschein kommt[1]). Eine Idalia fraß auf diese Weise in 47 Tagen 6 Ascidien leer. Zu echtem Parasitismus von Schnecken kommt es bei einer Reihe von Arten, die sich Echinodermen als Wirtstiere aufsuchen[2]). Thyca ectoconcha (zu den Capulidae gehörig) sitzt auf Seesternen (Linckia) fest und zwar mit Hilfe einer muskulösen Haftscheibe, dem „Scheinfuß", den der Schlund durchbohrt (eine Differenzierung der um den Mund gelegenen Körperwand). Die aus der Mitte der Haftscheibe vorragende Schnauze durchbohrt die Leibeswand des Seesterns, dessen Leibeshöhlenflüssigkeit aufgenommen wird.

Mucronalia lebt in ähnlicher Weise an Seeigeln. Die Lebensweise hat hier schon den Verlust von Schlundkopf und Radula zur Folge.

Stilifer Linckiae findet man auf dem Seestern Linckia in Hautwucherungen, derart, daß der Parasit nur mehr durch eine kleine Öffnung mit der Außenwelt kommuniziert.

„Der Mund der Schnecke ist .... zu einem langen Rüssel ausgewachsen, der in das blutreiche Gewebe, welches zwischen der Kalkschicht und der Leibeshöhlenwand liegt, eindringt, um die Leibeshöhlenflüssigkeit des Seesterns aufzusaugen".

Schließlich gibt es noch einige Arten echter Entoparasiten in Holothurien, deren Leibeshöhle sie bewohnen. Nämlich Entocolax ludwigii[3]) in Myriotrochus rinkii: Eine Schnecke, deren Körper infolge des Parasitismus derart reduziert ist, daß er eher an einen Wurm als an eine Schnecke erinnert. Schlundkopf, Radula, Enddarm und After fehlen, auch die innere Organisation ist vereinfacht. Der Parasit sitzt mit dem Hinterende an der Innenwand der Leibeshöhle fest, während das Vorderende mit dem Mund frei in die Leibeshöhle ragt. Ähnlich liegen die Dinge bei Enteroxenos und Entoconcha (in Synapta), gleichfalls Schmarotzern aus der Holothurienleibeshöhle.

B. Die Nahrungsaufnahme.

1. Die Leistung der Sinne bei Auffindung und Aufnahme (Wahl) der Nahrung.

a) Die Fernwirkung der Nahrung. Ihre Auffindung.

Über das Vermögen, die Nahrung aus einiger Entfernung mit Hilfe der Sinnesorgane aufzufinden, sind wir nur bei Pulmonaten orientiert.

---

[1]) Prouho, Henri, Arch. Zool. expér. (3) T. 1, 1893, p. 105.

[2]) Tönniges, C., Naturw. Wochenschr. Bd. 19, 1904, S. 241. Heschcler in Langs Lehrbuch S. 397. Siehe auch Sarasin, Paul und Fritz Sarasin, Über zwei parasitische Schnecken. Erg. Naturw. Forsch. Ceylon 1884/86, Bd. 1, 1887, S. 19—32.

[3]) Siehe auch Voigt, Walter, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 47, 1889, S. 658; Schiemenz, P., Biol. Zentralbl. Bd. 9, 1889, S. 567 und S. 585.

Moquin-Tandon[1]) hat wohl als erster das „Riechvermögen" von Land- und Süßwasserschnecken nachgewiesen. Vortreffliche Untersuchungen über diesen Gegenstand verdanken wir E. Stahl[2]): Haucht man ein Exemplar von Limax nicht zu stark an, so reagiert das Tier nicht weiter. Bringt man aber zwischen den Mund des Experimentators und die Schnecke ein Stück Pilz (Peziza vesiculosa), so daß der Luftstrom zugleich die Witterung des Pilzes dem Tiere zuführt, so beobachtet man folgendes: Das Tier richtet den Kopf, (der zunächst vom Pilzstück abgewandt ist), „auf, um die großen Tentakeln hin und her zu bewegen; nicht lange, und das Tier wendet den Vorderkörper um und steuert, wenn man weiter bläst, direkt auf den Pilz los. Erst in allernächster Nähe von diesem, kommt, wie man leicht sieht, der Gesichtssinn zur Geltung. Wird nämlich, wenn das Tier schon vielleicht nur einen Zentimeter vom Pilz entfernt ist, nunmehr von der entgegengesetzten Seite, dasselbe über eine viel weiter entfernte Peziza angehaucht, so sieht man häufig das Tier sich umkehren, um den näher liegenden Gegenstand, den es offenbar noch nicht mit dem Gesichtssinn erkannt hat, für den weiteren zu verlassen, dessen Gegenwart durch den Geruchssinn verraten wird. Erst wenn das Tier in die nächste Nähe des Pilzes gekommen ist, läßt es sich nicht mehr in der angegebenen Weise von seiner Beute weglocken".

Ohne Zuhilfenahme des, die Witterung zuführenden Luftstromes, erweist sich die Reaktion von Landschnecken auf Nahrungsstoffe als sehr wenig ausgiebig [3]).

Auf Kohl reagiert Helix pomatia allerdings schon in einer Entfernung von 15—20 cm, auf Salat (Lactuca sativa) nur mehr von 5—6 cm, auf andere Nahrungssubstanzen gar erst in einer Entfernung von 2—3 cm. Die größten Entfernungen, in denen Schnecken (Helix) imstande waren, die Nahrung durch ihre Sinnesorgane wahrzunehmen, waren 42½—50 cm, wenn es sich um faulende Pflanzenteile oder um Stücke sehr reifer Melonen handelte.

b) Beeinflussung der Nahrungswahl durch die Tätigkeit der Sinnesorgane.

Nach Stahl kommt den Schnecken ein weitgehendes Unterscheidungsvermögen für die Beschaffenheit („Geschmack") der Nahrung zu. Wir hörten oben von sog. Spezialisten, Arten, die überhaupt nur einige wenige Pflanzenarten (Pilze) als Nahrung annehmen, ein Umstand, der schon dafür spricht, daß sie eben die in Betracht kommenden Stoffe zu unterscheiden vermögen. Daß nun bei der Nahrungswahl die Schnecken wirklich auf die chemische Eigenart der Stoffe reagieren, zeigt Stahl auf folgende Weise. Limax maximus, der Pilzspezialist, und die nicht wählerischen Arten Helix hortensis, Helix fruticum, Helix arbustorum, Helix pomatia, Arion empiricorum und Limax agrestis werden mit Stücken von Peziza vesiculosa (Becherpilz) gefüttert. Frische Stücke werden nur von Limax maximus angenommen, die „Omnivoren" fraßen gar nichts davon, oder doch nur sehr wenig. Nun kocht Stahl die Pilzstücke in Alkohol, trocknet sie sorgfältig und bringt sie in Wasser wieder zum Aufquellen. Diese ausgelaugten Stücke werden von Limax verschmäht, von den „Omnivoren" aber begierig gefressen. Der durch den Alkohol

[1]) Moquin-Tandon, Ann. Sc. nat. Zool. (3) Vol. 15, 1881, p. 151.
[2]) Stahl, Jenaer Zeitschr. Nat. Bd. 22, 1888, S. 557.
[3]) Yung, Emile, Arch. Psychol. Genève T. 3, 1903, Nr. 9 (S.-A.); C. R. Acad. Sc. Paris T. 137, 1903, p. 720.

ausgelaugte Stoff dürfte also ursprünglich die „Omnivoren" abgeschreckt, den Spezialisten aber zur Aufnahme der Nahrung gerade veranlaßt haben.

Stahl zeigt nun weiter, daß auf dieser Empfindlichkeit der Schnecken, gegenüber bestimmten „Schmeckstoffen", der Schutz beruht, mit dem

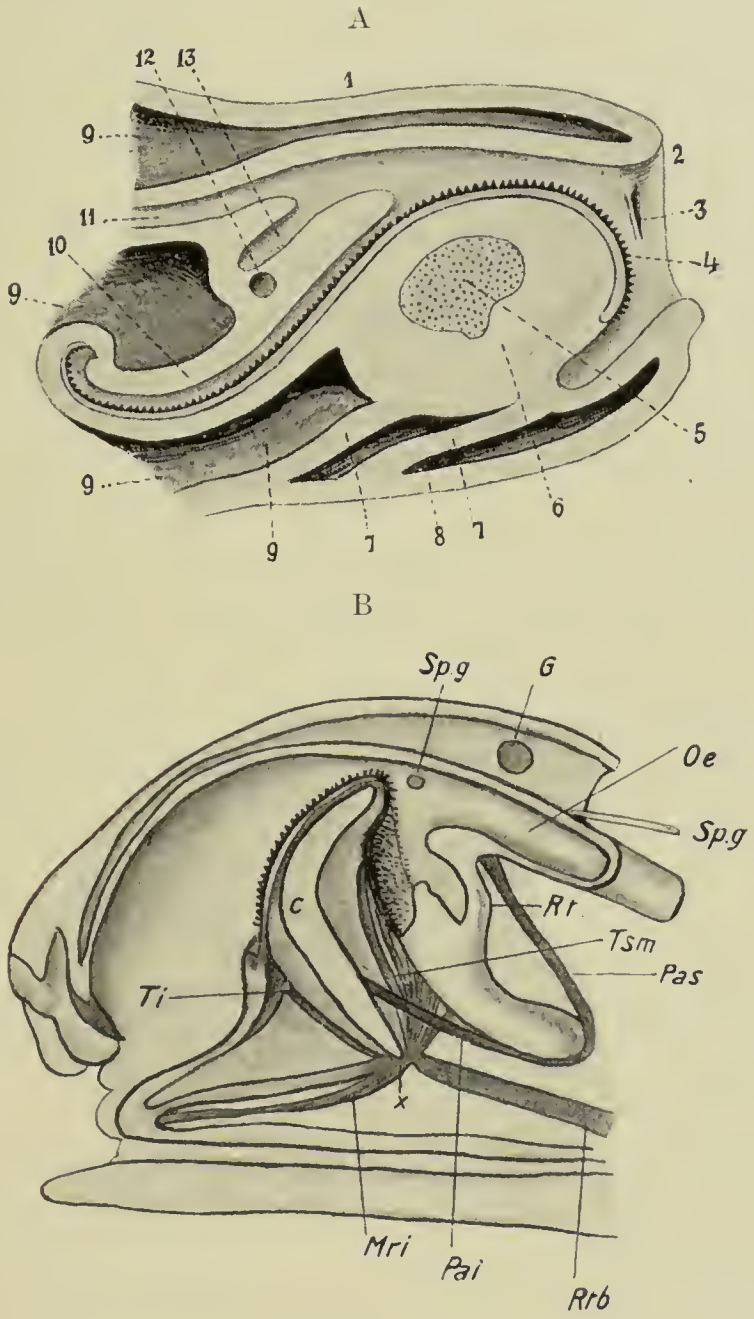


Fig. 120.

A Nicht ganz medianer Längsschnitt durch die Schnauze eines Prosobranchiers zur Demonstration des Pharyngealapparates. 1 Rückenwand des Kopfes, 2 Mund, 3 Kiefer, 4 Radula, 5 Zungenknorpel, 6 Muskelwand des Pharynx, 7 Muskeln, die sich einerseits an den Pharynx, andererseits an die Kopfwand 8 ansetzen, 9 Kopfhöhle, 10 Radulascheide, 11 Ösophagus, 12 Mündung der Speicheldrüse, 13 Einfaltung hinter der Radulascheide (nach Lang-Hescheler). B Nicht ganz medianer Längsschnitt durch den Vorderkörper von Helix (schematisch, unter Benutzung einer Fig. von Amandrut). Die Muskeln des Radulaapparates: Pas oberer Papillarmuskel, Rtb hinterer Fixator des Zungendrehpunktes x, Mri vorderer Fixator des Drehpunktes, Ti vorderer Radulaspanner, Tsm hinterer Radulaspanner, Pai unterer Papillarmuskel (Retraktor der Zunge). Rt Radulatasche, C Zungenknorpel, Oe Ösophagus, Sp.g Ausführgang der Speicheldrüse, dessen Mündung in den Ösophagus auch mit Sp. g bezeichnet ist, G Cerebralganglion. Lippen, Kiefer und Radula sind ohne weiteres zu erkennen; gewisse Wülste der Pharynxhöhle sind fortgelassen.

viele Pflanzen gegen den Schneckenfraß ausgerüstet sind. Pflanzen, welche wegen ihres Gehaltes an Gerbsäure, Kaliumbioxalat, an sauren Sekreten verschiedener Art, ätherischen Ölen oder an Bitterstoffen, von Schnecken gemieden werden, können unseren Tieren unmittelbar zur Nahrung dienen, wenn man die genannten Stoffe entfernt.

2. Nahrungserwerb, Nahrungsaufnahme und ihre Organe bei den Pflanzenfressern.

(Mund, Kiefer, Pharynx, Zunge und Radula Fig. 120.)

a) Mund und Kiefer. Bei der großen Mannigfaltigkeit in Bau und Funktion der Organe der Nahrungsaufnahme der Schnecken müssen wir uns im wesentlichen auf einige wenige Beispiele beschränken. Der Mund der Pulmonaten (Helix[1]), am Vorderende des Tieres, etwas ventral gelegen, erscheint in der Ruhe als transversaler Spalt, welcher von zwei Lippen umgrenzt wird (Integumentbildungen), Lippen, die eine kleine Mundhöhle umschließen. An den Mund schließt sich der Pharynx an. Die Grenze zwischen Mund und Pharynx bildet eine dorsale Querfalte (der vorspringende Vorderrand des Pharynx), deren starker kutikulärer Überzug einen halbmondförmigen, mit undulierter Schneide versehenen Kiefer bildet. Ist dergestalt bei Helix nur ein einziger (Ober-)Kiefer vorhanden[2]), so finden wir bei den meisten Prosobranchiern und Opisthobranchiern ein seitliches Kieferpaar, das also durch zwei seitliche Partien der Vorderkanten des Pharynx gebildet wird.

b) Die Zunge. Die allseitig muskulöse Pharynxwand zeigt am Grunde einen konsistenten muskulösen Längswulst, die „Zunge", die durch einen „Zungenknorpel" (oft aus mehreren Stücken bestehend) gestützt wird. Die Zunge ragt mit ihrer vorderen bugartigen Rundung frei in den Pharyngealraum. Über diesen Wulst legt sich als kutikuläre Haut die „Radula". Hinten, ventral von der Zunge bildet der Pharynxboden eine füllhornartige Ausstülpung, deren Vorderwand unmittelbar in die hintere Wand der Zunge übergeht, die „Radulascheide". In ihr bildet sich die Radula als kutikuläres Zellprodukt und schiebt sich, wie der Fingernagel über das Nagelbett, über Vorderwand der Scheide, dann Hinterwand, Kante und Vorderwand der Zunge, so daß, was vorn abgenutzt[3]) wird, von hinten stets wieder nachwächst. Die Radula nun ist mit einer ganzen Anzahl, in regelmäßigen Reihen angeordneter, nach hinten[4]) gerichteter Zähnchen besetzt[5]), deren Zahl sehr groß ist. Bei Helix ghiesbreghti sollen ihrer bis 39596, ja bei anderen Formen (gewissen Pleurobranchiden) 75 000 vorhanden sein. Demgegenüber wollen wir hier schon bemerken, daß die carnivore Aeolis dummondi nur 16 Zähne besitzt und daß bei einigen wenigen räuberischen Prosobranchiern (mit Rüsseln) und einigen Parasiten (siehe oben) die Radula vollkommen fehlt.

Die Bewegungen der Zunge. Wir können die Zunge mit dem vorderen Teile einer Löffelkelle vergleichen, die auf dem Pharynxboden

---

[1]) Vorwiegend naeh Yung, Emile, Mém. eouronn. Mém. Sav. étrang. Aead. Belgique T. 49, 1888, Nr. 1.

[2]) Bei anderen Landpulmonaten kommt gelegentlieh noeh ein sehwaeher Unterkiefer hinzu. Bei Süßwasserpulmonaten noeh zwei Seitenkiefer.

[3]) Auf der Vorderseite der Zunge, je weiter man die Radula naeh abwärts verfolgt, werden die Zähnehen der Radula mehr und mehr unansehnlieh, bis sehließlieh nur noeh eine leiehte Erhebung von ihnen übrig bleibt.

[4]) Im Sinne der angedeuteten Waehstumsriehtung.

[5]) Die Anordnung der Zähne hat für die Systematik große Bedeutung.

derart steht, daß die Löffelspitze nach oben, die Höhlung aber nach hinten gerichtet ist.

Die Wand des Löffels müssen wir uns als recht dick vorstellen. Im Inneren dieser Wand befindet sich der, aus mindestens 2 Teilen bestehende Radulaknorpel, der im wesentlichen die nämliche Form des Vorderendes einer Löffelkelle hat, nur eben kleiner wie die Zunge. Um die Linie (Fig. 120 B, x), durch die wir dieses Vorderteil eines Löffels abgeschnitten zu denken haben, schwingt der Knorpel, und somit die ganze Zunge in der Richtung von hinten-oben nach vorn-unten, und zwar mit Hilfe einer Muskulatur, die Amaudrut[1]) beschreibt. Von diesen seien nur folgende genannt: 1. Am Rande des Radulaknorpels, ziemlich nahe dessen oberer Spitze, entspringt rechts und links ein Muskelpaar, das nach vorn und außen zu, sich etwas nach unten senkend verläuft, die Pharynxwand durchsetzt und bis an den Mund verfolgt werden kann. Es sind die „Protraktoren" oder „Knorpelbeuger". Sie ziehen den Zungenapparat nach vorn und unten. 2. Vom blinden Ende, der durch reichliches Stützgewebe versteiften Radulascheide läuft ein Muskel nach vorn und oben, dringt in die Kellenhöhlung des Knorpels, sich median diesem ansetzend („unterer Papillarmuskel", Retraktor, Pai). Offenbar richtet er die Zunge, welche die Protraktoren nach vorn und unten zogen, wieder auf. Amaudrut scheint ihm keine große Rolle zuerkennen zu wollen, und sieht für den wahren Antagonisten der Protraktoren den „oberen (hinteren)Radulaspanner" (Tsm) an, einenMuskel, der von der „Schneide" (x), auf der der Knorpel schwingt, vornehmlich nach der hinteren Wand der Zunge läuft; er dürfte hauptsächlich dazu dienen, den Bogen, den der Knorpellöffel ja bildet, zu spannen und so die Spitze der, vom unteren Papillarmuskel schon zurückgezogenen Zunge, der Ösophagusmündung weiterhin zu nähern[2]) (Antagonist ist vielleicht die Elastizität des Knorpels). Die „Schneide" wird durch zwei Muskeln derart fixiert, daß bei der Tätigkeit von Vorstoß- und Rückziehmuskeln, eine Verlagerung dieser Schneide nach vorn oder hinten ausgeschlossen ist: Von hinten kommt zu diesem Zwecke ein Ast des Spindelmuskels (Rtb), von vorn aber ein Strang, der am Rande der Unterlippe entspringt (Mri).

[Von der Schneide geht endlich ein Muskel zum Ende der Radula unten, an der vorderen Zungenwand. Es ist der untere (vordere) Radulaspanner (Ti); er soll, wie der Name sagt, im Verein mit dem oberen (hinteren) Radulaspanner, die Radula in Spannung erhalten].

Da der Pharynx selbst um ein Geringes vorgestoßen und zurückgezogen werden kann[3]), so resultiert eine dreifache Bewegung: 1. passiv mit dem Pharynx, 2. in dargetaner Richtung um die Schneide schwingend, 3. die Zunge stärker krümmend, die Spitze „gegen die Ösophagusmündung drückend"[4]).

[1]) Amaudrut, Alexandre, Ann. Sc. nat. Zool. (8) T. 7, 1898, p. 1. Leider kann ich eine detaillierte Beschreibung des Apparates und seiner Muskeln hier nicht geben. Siehe auch Meisenheimer, J., Die Weinbergschnecke. Helix pomatia L. Leipzig Klinkhardt 1912. Loisel, G. Journ. Anat. Physiol. Paris Ann. 28. 1892. Nach diesen Autoren läuft ein Teil der seitlich sich an die Zungenstütze (Knorpel) ansetzenden Muskeln auch nach hinten, und befestigt sich an der Radulascheide. Sie dienen jedenfalls auch als Retraktoren.

[2]) Auch Amaudrut.

[3]) Die Muskeln die den Pharynx im ganzen bewegen, sieht man auf Fig. 121, 4, 5, 6 (auch 9 = Fig. 120 B, Rtb).

[4]) «Vient s'appliquer contre l'orifice oesophagien», Amaudrut.

Der Kiefer bewegt sich, offenbar durch Ringmuskelverkürzung, welche den Pharynx verlängert und damit seinen Vorderrand, der den Kiefer trägt, vortreibt, von hinten oben nach vorn unten; er wird durch die Längsmuskulatur des Pharynx wieder zurückgezogen.

c) Der Freßakt. α) Pulmonaten. Nun sind wir gerüstet den Freßakt der Herbivoren zu verstehen:

Die Bewegung aller uns nun bekannten Teile ist nach Amaudrut durchaus rhythmisch, die Geschwindigkeit ist von der Größe der Nahrungsballen nicht abhängig. Beobachtet man eine Limnaea beim Fressen, so sieht man folgendes: Der zuvor geschlossene Mund öffnet sich in Gestalt einer vertikalen Spalte; die Ränder weichen auseinander, der Kiefer erscheint und stemmt sich auf das zu fressende Blatt. Nunmehr wird die Zunge vorgestoßen, ihre Spitze (die obere Kante unseres Löffels, der wichtigste Teil des Apparates) unter das Blatt gebracht, so daß dieses nunmehr zwischen Zungenspitze (unten) und Kiefer (oben) eingeklemmt ist. Nun treten beide Organe ihre Rückwärtsbewegung an, das Blatt ein Stückchen in den Mund ziehend. Allein die Strecke, um die sich die Zunge nach hinten bewegt, ist größer, als diejenige, um die der Kiefer zurückgezogen wird. Das hat zur Folge, daß die Zähne, deren Spitzen in das Blattfleisch eingedrungen sind, nach Stillstand des Kiefers, der das Blatt festhält, aus diesem Blatte kleine Stücke herausreißen, die vom Zungenlöffel unmittelbar in den erweiterten Ösophagus geschoben werden. Diese Erweiterung erwirkt ein Muskel, der vom blinden unteren Ende der Radulascheide zum Ösophagus zieht (oberer Papillarmuskel Fig. 120 B, Pas) und der sich je zugleich mit denjenigen Strängen verkürzen soll, die den Rückzug der Zunge herbeiführen.

Handelt es sich nicht um ein Blatt, sondern um einen festen Körper, etwa eine Kartoffel, die also nicht erst durch den Kiefer festgehalten werden muss, und die andererseits nicht in den Mund eingezogen werden kann, so besteht die Nahrungsaufnahme einfach in einem Beraspeln des Fraßobjektes (Kartoffelstücke, Pilzstücke). Hält man einer Helix den Finger hin, so beginnt sie nicht selten dessen Haut zu beraspeln, wobei man die Bewegungen der Radula deutlich fühlen kann.

Das Wandern des Bissens durch den Pharynx hat Amaudrut an einer kleinen Helixart von hinlänglicher Durchsichtigkeit beobachtet. Er unterscheidet folgende Phasen: 1. Ruckweiser Transport vom Mundbeginn bis auf die Höhe des hinteren Fühlerpaares, 2. kurze Pause, 3. geringer Rückstoß der Nahrung, 4. langsamer Transport des ersten Bissens nach hinten, schneller Transport eines zweiten Bissens bis auf die Höhe der hinteren Fühler, so daß nun beide Ballen hintereinanderstehen. So wächst die Reihe der Ballen an, während die ersten von ihnen langsam durch die Muskulatur des Ösophagus dem „Kropfe" zugeführt werden.

Eine Zerkleinerung (Zermahlen) der Nahrung soll nach Amaudrut innerhalb des Pharynx nicht weiter stattfinden, auch verweilen die erwähnten Ballen zu solchem Zwecke nicht im Pharynx. Auf die Bedeutung der mannigfachen Zahnformen in den verschiedenen Reihen der Radula und bei verschiedenen Arten, können wir uns nicht einlassen. Diese Dinge sind so gut wie unerforscht.

β) Herbivore Prosobranchier. Die herbivoren Prosobranchier nehmen nach Amaudrut (S. 141) ihre Nahrung auf etwas andere Weise auf, als die Pulmonaten.

Wir hörten, daß sie zwei seitliche Kiefer besitzen; diese schneiden nach Art einer Schere von den Blättern etc. Stücke ab. Dann ergreifen die langen Zähne der Radula die Stückchen und bringen sie in den Ösophagus. Die Protraktoren der Radula bewirken zugleich, daß die (langen) Zähne mit ihrer Spitze etwas nach außen auseinander weichen, während sie bei der Rückbewegung wieder konvergieren.

Einen eigenartigen Gebrauch von ihrer Radula macht nach Brüel[1]) Hermaea. Sie ritzt mit dem einen vorstehenden Zahne ihrer einreihigen Radula Stämmchen von Bryopsis plumosa (Alge) an und saugt durch Pumpbewegungen des Pharynx, der zum Saugen eingerichtet ist, die Alge leer (S. 89).

Anhang. Der chemische Bau der Radula. Über den chemischen Bau der Radula bei verschiedenen Schnecken liegen Angaben von J. B. J. Sollas[2]) vor, die auch des allgemeineren Interesses nicht entbehren.

Die Radula besteht aus einer organischen Grundlage, Chitin, in die mehr oder weniger große Mengen anorganischer Salze eingelagert sind. Meist lassen sich diese Salze nur in geringen Mengen nachweisen, so bei Helix aspersa 2,4—3,3 %, bei Dolium 6 %. Die Substanz, in der sie vornehmlich vertreten sind, dient, eine Art Schmelz zu liefern, welcher der Radula (und den Zähnen) aufliegt, eine harte Oberfläche bildend.

Es fanden sich Calcium, Eisen und Phosphorsäure. Interessant ist, daß bei den Patellaarten (P. vulgata und P. pellucida), welche auf Felsen leben und die auf ihnen wachsenden Algen abraspeln, sich in der Radula eine Menge anorganischer Salze (Asche), bis zu 27 %, findet. Dieser Umstand deutet auf eine mächtig entwickelte Schmelzlage hin, berufen die zum Abraspeln des Felsen notwendige Härte zu gewährleisten. Das vorherrschende Mineral in diesem Schmelz ist Siliciumhydrat (Opal). Ähnlich liegen die Dinge bei Chiton, durch analoge Lebensweise bedingt (vorherrschendes Mineral, Eisenoxyd).

d) Die **Speicheldrüsen** der herbivoren Schnecken.

Haupttypus: Helix pomatia.

Vorderdarm- oder „Speicheldrüsen" sind bei Schnecken allgemein verbreitet. Ihre Funktion ist, zumal bei den räuberischen Formen derart eng mit der Leistung der Organe des Nahrungserwerbs und der Nahrungsaufnahme verknüpft, daß es vorteilhaft ist, die Speicheldrüsen jeder unserer physiologischen Gruppen im Zusammenhang mit den anderen Einrichtungen des Vorderdarms zu beschreiben.

α) Anatomie der Speicheldrüsen bei Helix pomatia[3]).

(Fig. 121, 10. Die Mündung siehe Fig. 120 B, Sp. g.)

Die Speicheldrüsen liegen bei Helix einer Erweiterung des Ösophagus auf, die wir Kropf nennen. Es sind zwei lappige, langgestreckte weiße Drüsen („zerrissen aussehende Blätter" [Hescheler]), die mit je einem, dem Ösophagus parallel laufenden Ausführgang dorsal in den Pharynx

[1]) Brüel, L., Über die Geschlechts- und Verdauungsorgane von Caliphylla mediterranea Costa. Habil. Schr. phil. Fak. Halle, 1904 (Opisthobranchiata aseoglossa).

[2]) Sollas, Quart. Journ. mier. Sc., N. S., Vol. 51, 1907, p. 115.

[3]) Vom Boden der Mundhöhle (Pharynx) erheben sich zwei Wülste, in deren Inneren sich einzellige Drüsen haben nachweisen lassen (Semperseches Organ). Die Drüsen münden in die Mundhöhle. Über die Bedeutung dieser „pharyngealen Speicheldrüsen" (n. Meisenheimer) habe ich Angaben nicht finden können.

münden. Die Ausführgänge weisen an ihrer Mündung ihrerseits noch Drüsen auf, Nalepasche Drüsen, ein Aggregat sezernierender Zellen, die unmittelbar in jenen Ausführgang münden, um den sie eine Art Manschette bilden. Sie sind in der (oberen, hinteren) Pharynxwand vollkommen eingeschlossen.

β) Das Sekret dieser Drüsen.

Das Sekret der Speicheldrüsen, das Gorka[1]) dadurch gewinnt, daß er die Drüsen mehrerer Schnecken (Helix pomatia) in einem gehöhlten Objektträger elektrisch reizt, hat folgende allgemeine Eigenschaften: Es ist eine wasserklare, fadenziehende Flüssigkeit von ausgesprochen alkalischer Reaktion (bläut rotes Lackmuspapier und färbt 1 %ige

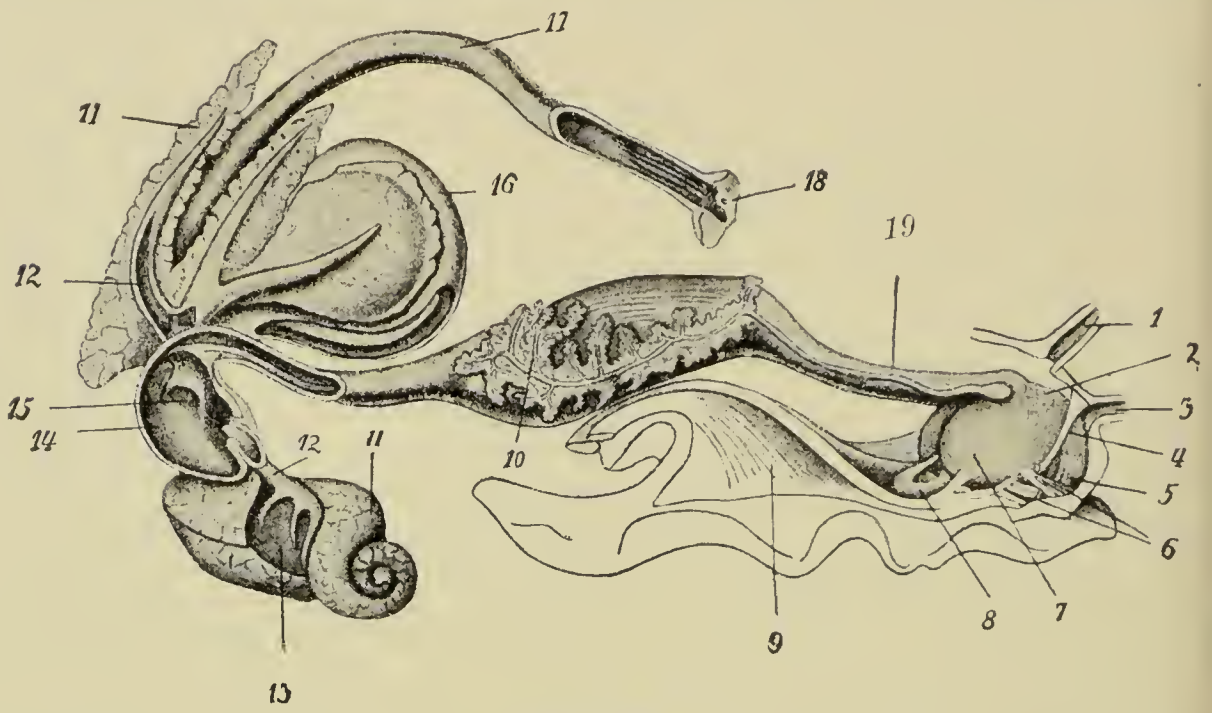


Fig. 121.

Darmsystem von Helix, herauspräpariert und von der rechten Seite gezeichnet (nach Howes). 1 und 3 Tentakel, 2 Constrictor pharyngis, 4 Levator pharyngis, 5 Depressor, 6 Protractor pharyngis, 7 Pharyngealbulbus, 8 Radulascheide, 9 Spindelmuskel, in einen Retractor pedis und einen Retractor pharyngis geteilt (= Fig. 120 B, Rtb), 10 Speicheldrüsen, 11 Mitteldarmdrüse (Leber), 12 Ihre Ausführungsgänge zum Teil aufgeschnitten, 13 Zwitterdrüse, 14 Magen, aufgeschnitten, man sieht in der Tiefe die Mündung der Drüsengänge, 15, 16 Mitteldarm, 17 Enddarm, 18 After, 19 Ösophagus, seitlich daran der Speichelgang (aus Lang-Hescheler).

alkoholische Lösung von Phenolphtalein hellrot). Erst bei 600facher Vergrößerung gelang es, äußerst feine, stark lichtbrechende Körnchen in ihm nachzuweisen. An der Luft aufbewahrt wird der Speichel trüb und gerinnt schließlich.

Der Schneckenspeichel stellt ein Gemenge verschiedener wirksamer Stoffe dar. Analog dem Säugetierspeichel enthält er einen Schleimkörper (Mucin), berufen die, den Pharynx und den Ösophagus durchsetzenden Bissen schlüpfrig zu machen. Ihm verdankt der Saft und auch der Drüsenextrakt seine sehr ausgesprochenen fadenziehenden Eigenschaften. Daneben finden sich Fermente, die imstande sind Kohlehydrate, wie Stärke, energisch zu verdauen; anderen Stoffen gegenüber entfalten sie aber keinerlei Wirkung.

[1]) Gorka, Alexander, Math. Nat. Ber. Ungarn Bd. 23, 1906, S. 156; Állatt. Közlem Budapest Bd. 3, 1904, S. 211 (ungarisch).

$\alpha\alpha$) Das Mucin. Ein Produkt besonderer Zellen, wie wir sehen werden, wurde es wohl zuerst von Griffiths[1]) bei Patella vulgata entdeckt, der den „Schleim" durch seine Fällbarkeit mit Essigsäure und „several wellknown tests" erkannte. Bei Helix wurde der Körper durch Lange[2]) und Gorka (l. c.) untersucht. Lange hatte zwar erkannt, daß es sich um ein Mucin handle (mikrochemisch), die Glykoproteidnatur des Stoffes aber durch Kochen mit Schwefelsäure nicht nachweisen können. Gorka war glücklicher. Er fällte aus dem Speicheldrüsenbrei mit Essigsäure eine Substanz aus, die, sorgfältig gereinigt[3]) und mit Salzsäure gekocht, Fehlingsche Lösung reduziert.

Die Fällbarkeit mit Essigsäure, die Löslichkeit des gereinigten Niederschlages in Salzsäure von 0,001—0,002 %, die Tatsache, daß aus kochsalzhaltiger Lösung der Körper, weder mit Essigsäure, noch mit Ferrocyankali gefällt werden kann, durch Gerbsäure aber wohl, endlich die Zersetzlichkeit durch verdünnte Alkalien: alle diese Umstände sprechen dafür, daß wir es mit echtem Mucin (im Sinne Hammarstens) zu tun haben[4]). Pacaut und Vigier[5]), die zu ähnlichen Ergebnissen kommen, stellen ferner fest, daß das Mucin, mit Essigsäure gefällt, sich im Überschuß des Fällungsmittels nicht auflöst. Es ist ein Körper, der die üblichen Eiweißreaktionen gibt, nur in alkalisiertem Wasser sich löst, durch Kochen aber nicht fällbar ist.

$\beta\beta$) Die Fermente des Schneckenspeichels. Amylase. Über die Frage ob Schneckenspeichel Amylase enthalte, sind in der Literatur recht verschiedenartige Meinungen geäußert worden[6]). Doch kann es keinem Zweifel unterliegen, daß eine kräftige Diastase in der Tat vorhanden ist.

Gorka (Math. Nat. Ber. Ungarn Bd. 23, 1906, S. 156) fand, daß Gemische von Stärke und Speicheldrüsenextrakt nach 24 Stunden (30° C) keine Zuckerreaktion gaben, hingegen auch keine Jodprobe auf Stärke (auch Lange). Er sah aber, daß Stärkekörner verdaut wurden (unter dem Mikroskop). Da sich nun in dem Verdauungsgemisch nach 24 Stunden, höhere Zuckerarten durch weitere Hydrolyse nicht nachweisen ließen (Lange), so prüfte Gorka sein Gemisch nach kürzerer Zeit: Bei Zusatz von 0,01 % Stärke erhielt er nach einer Stunde Erythrodextrinreaktion, nach 3—4 Stunden aber fielen die Zuckerproben von

---

[1]) Griffiths, Proc. R. Soc. London Vol. 44, 1888, p. 327.

[2]) Lange, A., Anat. Hefte Bd. 19, 1902, S. 85.

[3]) Die Speicheldrüse enthält reichlich Glykogen. Gorka ist überzeugt, dieses aus dem Niederschlage ausgewaschen zu haben.

[4]) Es ist nicht mit dem „Helicomucin" aus der Fußdrüse von H. pomatia identisch, das nach Hammarsten (Arch. ges. Physiol. Bd. 36) in Salzsäure von 0,001—0,002% nicht löslich ist.

[5]) Pacaut, M. et P. Vigier, Arch. Anat. micr. Paris T. 8, 1906, p. 425.; C. R. Acad. Sc. Paris T. 142, 1906, Sém. 1, p. 412; C. R. Soc. Biol. Paris T. 59, 1905, p. 29, T. 60, 1906, p. 232, p. 545.

[6]) Amylase wurde vermißt von Fredericq, Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391 (Arion rufus), Krukenberg, Yung, Mém. couronnés Mém. Sav. étr. Acad. Belgique T. 49, 1888, p. 49, Perier, Lange, A., Anat. Hefte Bd. 19, 1902, S. 85. Lange und Yung vermißten freilich nur das Auftreten von Zucker in Gemischen von Stärke und Drüsenextrakt. Das Verschwinden der Jodreaktion der Stärke stellt Lange ausdrücklich fest, was ihm ein „unerklärliches Rätsel bleibt". — Amylase finden: Bonardi, E., Boll. sc. Pavia. Vol. 6, 1884, p. 40 (siehe zool. Jahresber. 1883, Abt. 3, S. 31.) Monti Rina, Ann. Mus. Ist. Lombard. Vol. 18. 1899; Somogyi Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Ernährungstraktus der Weinbergschnecke. Inaug.-Diss. Budapest 1887 (ungar.). Neuerdings Gorka, ll. cc. und Pacaut et Vigier, ll. cc.

Trommer, Crismer, Barfoed und Johnson positiv aus. Nach längerer Zeit verschwand der Zucker wieder, und nach 48 Stunden soll in dem Gemisch Alkohol nachweisbar gewesen sein (trotz antiseptischer Zusätze[1])). Er schließt auf das Vorhandensein von Amylase und eines glykolytischen Fermentes im Schneckenspeichel.

Pacaut und Vigier (l. c. vornehmlich Arch. Anat. microsc. Paris. T. 8, 1906, p. 425) erkennen Amylase am Verschwinden der Jodreaktion und am Auftreten von Zucker ohne jede Mühe, und auch ich muß sagen, die dargetanen Kontroverse nicht recht verstehen zu können: In Vorlesungen und Kursen habe ich diese Versuche stets angestellt und erinnere mich keines Mißerfolges. Bei hinreichend starken Extrakten tritt schon nach einigen Minuten Erythrodextrinreaktion, nach etwa 1½ Stunden Zuckerreaktion auf. Über die Zerstörung des Zuckers nach längerem Stehen habe ich keine Erfahrungen, auch mißlang der Alkoholnachweis Pacaut und Vigier stets, wenn als Antiseptikum Fluornatrium zugesetzt worden war. Wir werden gut tun, die Amylase des Helixspeichels als ein Ferment durchaus normalen Verhaltens anzusehen. Glykogen wird gleichfalls verdaut.

Invertin wurde von Gorka sowie Pacaut und Vigier nachgewiesen, ebenso die Wirkung auf Glykoside: Amygdalin (Gorka, Pacaut und Vigier), Arbutin (Gorka), Salicin (Pacaut und Vigier), nicht aber auf Phloridzin.

Cytase (Celluloseferment) wurde von Gorka vermißt, von Pacaut und Vigier aber gefunden. Maltase und Lactase wurden von Gorka vermißt.

Xylanase. Ein Ferment, welches aus Xylan (Holzgummi), Xylose abspaltet (eine Pentose), wurde von Sellière[2]) sowie von Pacaut und Vigier nachgewiesen. Aus zucker- und stärkefreiem Buchenholzmehl gewann Sellière in 24 Stunden bei 38°, Pentosen (und Hexosen).

Die zersetzende Wirkung auf Wasserstoffsuperoxyd verrät das Vorhandensein einer Katalase im Speichel (Gorka).

Auch bei niederen herbivoren Schneckenarten kommt Amylase im Speichel vor. So meint Bela Haller[3]), daß die Vorderdarmdrüsen von Patellen und Rhipidoglossen (sowie unter den Amphineuren die „Zuckerdrüse" der Placophoren) Stärke in Zucker zu verwandeln vermögen.

Die verdauende Wirkung des Speichels beschränkt sich durchaus auf Kohlehydrate. Es **fehlt** jegliche Protease (Fredericq, Yung, Lange, Pacaut und Vigier; auch das Chlorophyll von Kohlblättern wird nicht verändert) sowie Lipase (Somogyi).

Die Fermente des Schneckenspeichels sind unwirksam bei Anwesenheit freier Säure, Zusatz von Soda steigert ihre Wirkung.

γγ) Die Sekretion des Speichels[4]). Pacaut und Vigier unterscheiden 2 Typen von Drüsenzellen in den Speicheldrüsen von Helix, die

[1]) Verhinderung der Entwicklung von Mikroorganismen durch Fluornatrium 1—1,5%, Toluol 3% nach Tappeiner, Arch. exper. Path. Pharmakol. Bd. 27, 1890, S. 108.

[2]) Sellière, C. R. Soc. Biol. Paris T. 59, 1905, p. 20.

[3]) Haller, Bela, Studien über doeoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. Leipzig 1894. Auch Griffiths, Proc. R. Soc. London Vol. 44, 1888, p. 327.

[4]) Pacaut, M. et P. Vigier, Arch. Anat. mier. Paris T. 8, 1906, p. 425. Die Drüsen wurden vor ihnen von einer Reihe von Autoren histologisch untersucht: Barfurth, Lange (l. c.) u. a. m.

sich (nach verschiedenen Autoren) durch ihr Verhalten sauren und basischen Farbstoffen gegenüber zu erkennen gaben: Schleimzellen, welche etwa Hämatoxylin, Fermentzellen, die Eosin in ausgesprochenem Maße in sich aufnehmen.

Die Schleimzellen (Mucocyten) sind ursprünglich fein granulierte Elemente. Die Körnchen („Promucigène") färben sich mit Hämatein dunkler violett als das Plasma. Sie verschmelzen miteinander, bilden Kügelchen und Halbmonde, die sich dann zu Schleim umbilden; endlich ist dergestalt fast der ganze Zellinhalt zu Schleim geworden, der in den Ausführgang entleert wird.

Die Fermentzellen (Zymocyten) enthalten in den Alveolen des Zellplasmas Zymogengranula. Diese lösen sich auf; es bildet sich eine große Vakuole, in der man noch stets Granula, in Auflösung begriffen, nachweisen kann. Das Sekret wird dann ausgestoßen.

In der Nalepaschen Drüse finden sich die gleichen Elemente, wie in den Speicheldrüsen; sie soll auch die gleichen Funktionen besitzen, wie diese.

Bei der Sekretion spielt sicherlich Glykogen eine Rolle, das sich in den Drüsen (hauptsächlich ihren bindegewebigen Elementen) in beträchtlichen Mengen hat nachweisen lassen. Im Sekret selbst ist es aber nicht enthalten [1]). Zugleich mit dem ersten Auftreten der Mucinogenkugeln in den Schleimdrüsenzellen findet nach Barfurth die erste Ablagerung von Glykogen in den Drüsenzellen statt; in den Bindegewebszellen befand es sich schon vorher [1]). Fütterung mit Brot bedingt Speichelsekretion und zugleich jenen Eintritt von Glykogen in die eigentlichen Drüsenzellen. Fütterung von Fließpapier bedingt nur Sekretion.

Neben dieser Reizung der Drüse durch Fütterung (Barfurth), kann man ihre Tätigkeit auch auf andere Weise anregen:

Daß die Sekretion durch elektrische Reizung der Drüsen (Gorka) angeregt werden kann, hörten wir schon. Ihre Tätigkeit kann auch durch Pilocarpinum muriaticum gesteigert werden (Pacaut und Vigier).

Die Speicheldrüsen der Schnecken lassen sich also in vieler Beziehung mit den analogen Drüsen der Säugetiere (etwa Glandula submaxillaris) vergleichen [2]).

3. Nahrungserwerb, Nahrungsaufnahme und ihre Organe bei den Fleischfressern (insbesondere bei carnivoren Prosobranchiaten).

Die fleischfressenden Formen zeichnen sich durch verhältnismäßig geringe Ausbildung aller der Organe der Nahrungsaufnahme aus, die uns bei den Pflanzenfressern beschäftigten: Kiefer und Radula. Bei den niedern, meist pflanzenfressenden Prosobranchiaten (Zygobranchiata Azygobranchiata monotocardia) lernten wir ein seitliches Kieferpaar und seine eigenartige Verwendungsweise kennen. Ihre Radula pflegt viele Zähne aufzuweisen.

Bei den Taenioglossen beginnt nun die Rückbildung. Zwar besitzen auch sie meist noch zwei Kiefer, die aber schon entschieden an

[1]) Barfurth, P., Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, S. 366, ferner Pacaut und Vigier, Lange, Gorca.

[2]) Griffiths (l. c.) wollte die Analogie noch weiter treiben und suchte im Speichel von Patella vulgata nach Rhodankalium (oder doch nach Rhodanalkali), einer im Speichel des Menschen und einiger Tiere vorkommenden Substanz, angeblich mit Erfolg. Bei Landpulmonaten konnten Bonardi sowie Pacaut und Vigier den genannten Stoff nicht finden.

Bedeutung abnehmen, ja bei den Cyclostomiden gänzlich fehlen. Auch die Zahl der Radulazähne geht zurück. Bei den räuberischen Stenoglossen (Rhachiglossen, wie Buccinum und Purpura, Toxiglossen, z. B. die Conidae), weist die Radula nur mehr wenig Zähne in jeder Reihe auf, normalerweise nur 3; die Kiefer schwinden. An Stelle dieser Waffen treten mehr oder weniger ausstülpbare Verlängerungen der Mundregion auf, die sich schon bei den Taenioglossen finden, ihre höchste Ausbildung aber im Rüssel der Stenoglossen erfahren. Die mit Rüssel versehenen Formen sind durchweg Räuber (oder Aasfresser).

a) Der Bau des **Rüssels** bei den Vorderkiemern[1]).

In den einfachsten Fällen dient, wie angedeutet, eine Verlängerung des mundtragenden Kopfteils der Tiere, die Nahrungsaufnahme zu erleichtern (Schnauze). Kurz und abgestutzt bei den Diotocardiern und den vorwiegend herbivoren Tänioglossen, verlängert sie sich zum kontraktilen aber nicht einstülpbaren „Rostrum" der Strombidae, Ctenopidae, Calyptraeidae.

α) Wird die Schnauzenspitze einstülpbar (Cypraeidae, Lamellariidae, Naticidae, Scalariidae, Eulimidae u. a. m.), so erhalten wir einen sogenannten „acrembolischen Rüssel". Von den angedeuteten Formen von Schnauzen unterscheiden diese Bildungen sich, durch den Besitz besonderer (nicht mehr dem eigentlichen Hautmuskelschlauch angehöriger) Längsmuskelbündel, die sich am Vorderende des Rüssels befestigen, hinten aber im Körper des Tieres an der Leibeswand ihren festen Ansatz haben, und die frei durch die Leibeshöhle ziehen. Durch diese Muskeln kann die rüsselförmige Schnauze von ihrer Spitze an, in den Kopfteil der Leibeshöhle zurückgezogen werden, so daß der Mund nunmehr im Grunde der eingestülpten Schnauze liegt. Die Ausstülpung erfolgt durch den Druck des Blutes. (Fig. 122 A, B.)

β) Der pleurembolische Rüssel (einige räuberische Tänioglossen[2]), z. B. Tritonidae, Doliidae, Cassididae, die Rhachiglossa und einige Toxoglossa). Man denke sich die soeben beschriebene rüsselförmige Schnauze, in der die Rückziehmuskeln nun nicht mehr bis an das distale Ende gehen, sondern sich in einiger Entfernung von diesem ansetzen. Verkürzen sie sich, so stülpen sie naturgemäß die Schnauze nur bis zu ihrem Insertionspunkte ein, der vor ihm liegende Schnauzenteil wird einfach zurückgezogen und bleibt im eingestülpten Teile, als in einer Scheide liegen. Wir können hier schon von einer „Rüsselscheide" reden, wenn wir nicht vergessen, daß eben diese Scheide, bei der Evagination sich noch vollkommen dieser Bewegung anschließt, selbst zu einem Teile des vorgestoßenen Rüssels wird (z. B. bei Muricidae und Purpuridae unter den Rhachiglossen Fig. 122 C, D).

γ) Die komplizierteste Einrichtung erhalten wir, wenn ein zu hinterst (proximal) gelegener Teil der „Scheide" (in eingezogenem Zustande), durch transversale Muskelbänder derart an der Leibeswand verankert ist, daß er am Vorstoß und Rückzug des Rüssels nicht mehr teilnehmen kann. Er wird so zu einer festen Scheide (4) für den harten Rüssel, der durch einen häutigen Schlauch, den nunmehr noch einzigen invaginierbaren

---

[1]) Nach Oswald, Ad., Jenaer Zeitschr. Naturw. Bd. 28, 1894, S. 119; Amaudrut, Ann. Sc. nat. Zool. (8) T. 7, 1898, p. 1, sowie unter Benutzung der Darstellung Heschelers in Langs Lehrbuch.

[2]) Taenioglossa syphonostomata.

Teil der „Schnauze", mit dieser Scheide zusammenhängt[1]). (Fig. 122 E, F, Fig. 123.)

Der Mund liegt bei dieser Anordnung an der Spitze des harten Rüssels, der den Pharynx (Fig. 123 p) mit der langen Zunge nebst kleiner Radula und ein Stück des Ösophagus (o) birgt. Ist der Rüssel eingezogen, so ist von ihm selbst nichts zu sehen, man könnte geneigt sein, die Öffnung der Rüsselscheide (Umbiege- oder Invaginationsstelle der Rüsselwand)

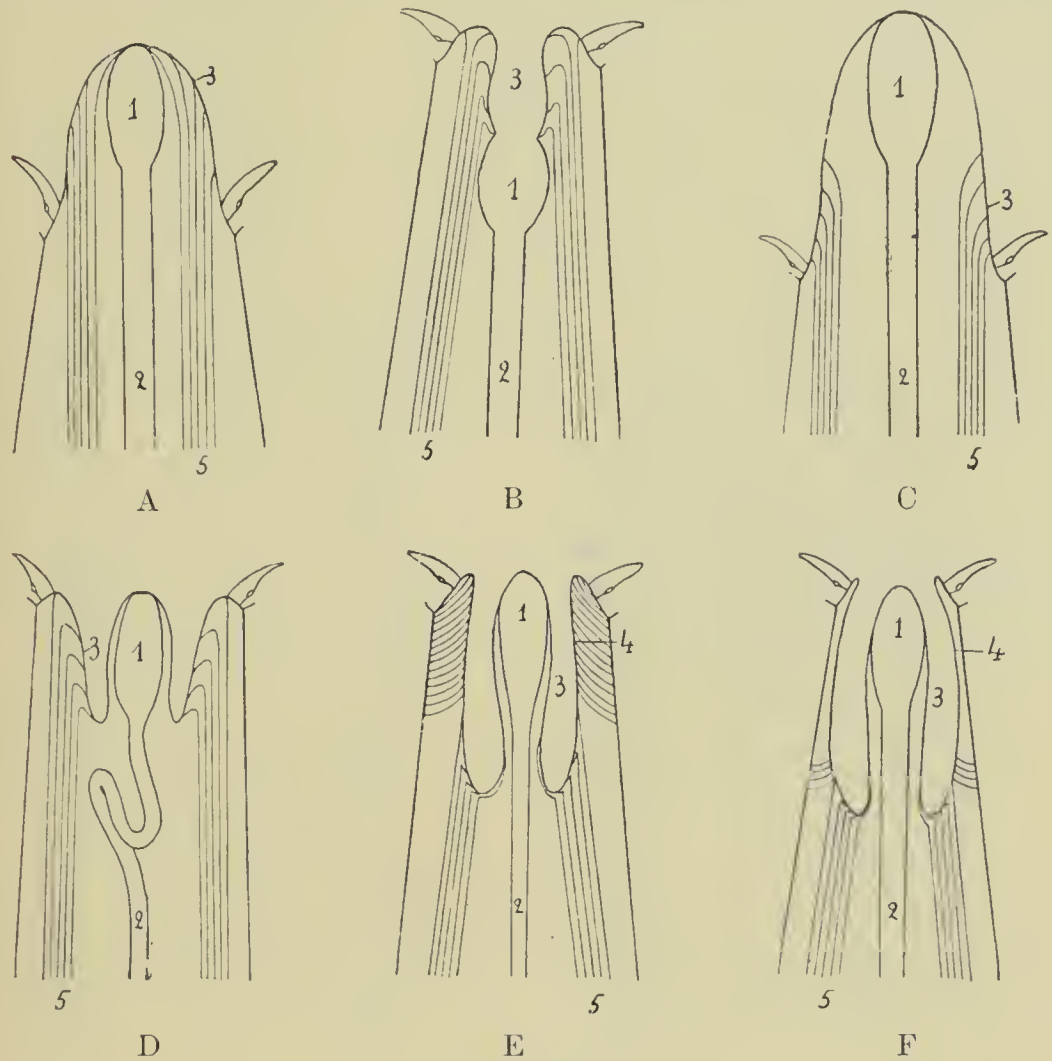


Fig. 122.

Schematische Darstellung einiger Rüsselformen von Prosobranchiern, nach Amaudrut. A Acrembolischer Rüssel von Cypraea, ausgestülpt, B derselbe eingestülpt, C pleurembolischer Rüssel von Murex brandaris, vorgestreckt, D derselbe zurückgezogen, E pleurembolischer Rüssel von Ranella, zurückgezogen, F pleurembolischer Rüssel von Buccinum, zurückgezogen. 1 Pharynx, 2 Ösophagus, 3 Rüssel, in C und D speziell den Teil, der zur Rüsselscheide wird, bezeichnend, 4 dauernde Rüsselscheide, 5 Retraktoren (ans Lang-Hescheler).

für den Mund zu halten. In manchen Fällen (Buccinum) ist der, hinter dem Rüssel liegende Teil des Ösophagus in eine S-förmige Windung gelegt, um den Bewegungen des Rüssels nachgeben zu können. Dolium, Cassis Cassidaria z. B. haben hingegen einen geraden Ösophagus.

Der Rüssel kann außer den genannten Organen noch die Ausführgänge der Speicheldrüsen umfassen, die dann zwischen seiner Wand und

[1]) Naturgemäß liegt der weiche, ursprünglich (verglichen mit der Scheide) distale Schlauch im eingestülpten Zustande proximal von ihr.

dem Ösophagus verlaufen. Der ganze Apparat ist im Kopfteile der Leibeshöhle untergebracht.

δ) Verlängert sich diese Kopfpartie ihrerseits wiederum schnauzenartig (durch Streckung des Kopfteiles hinter den „Tentakeln"), so gewinnt der ganze rüsselführende Apparat, Kegelform; für ihn führt Amaudrut den treffenden Namen „Troikart" ein[1]). Solch einen Troikart finden wir bei einigen Tänioglossen, vor allem aber bei manchen Toxoglossen (Conidae, Terebridae). Bei diesen letzteren fehlt auch ein spitzes Stilett nicht: Ein nach vorn gerichteter langer Radulazahn ragt aus dem, hier sehr eigentümlich ange-

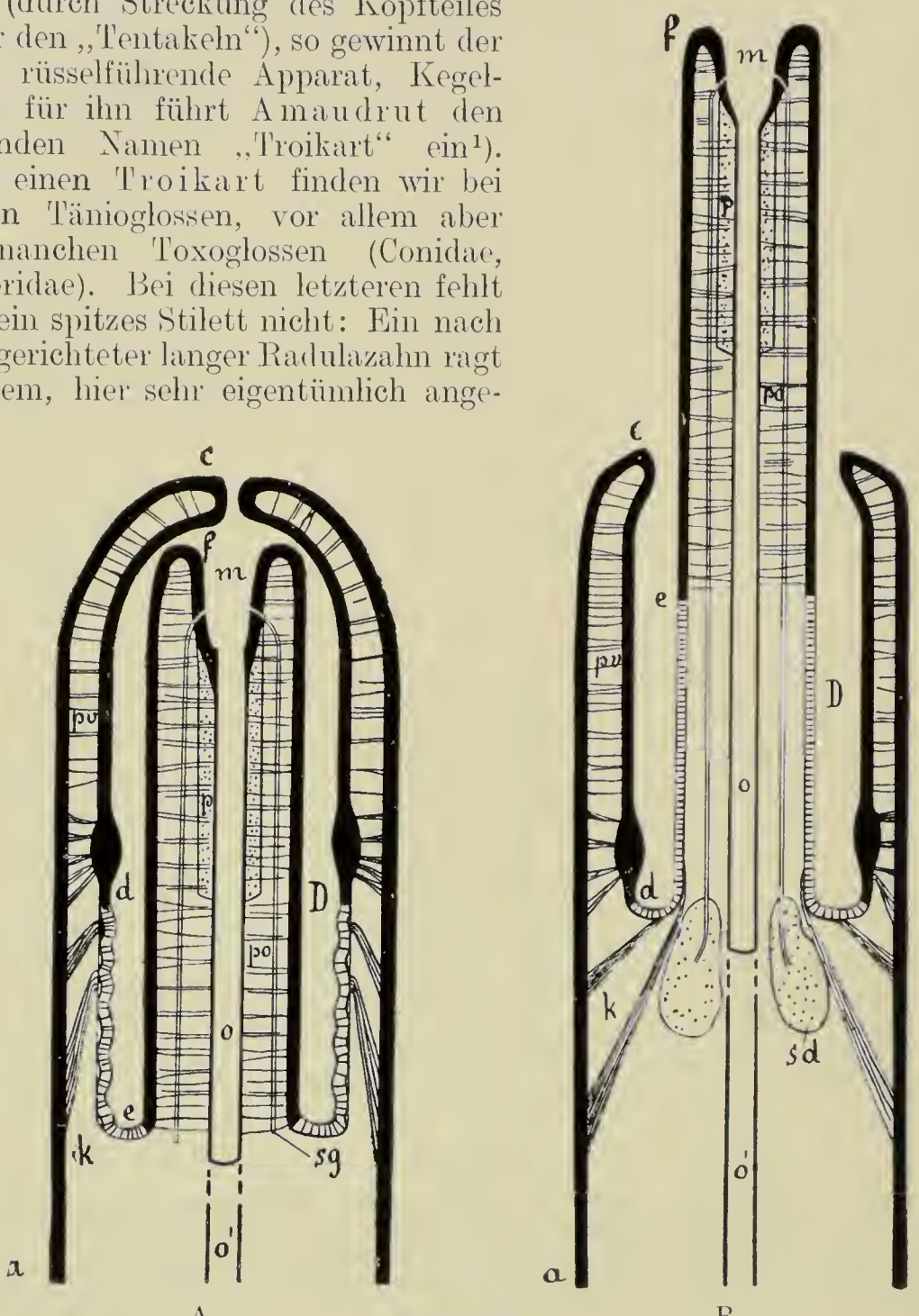


Fig. 123.

Schematische Darstellung des pleurembolischen Rüssels der Prosobranchier, von oben. A Rüssel zurückgezogen, B vorgestreckt. a—c Kopfintegument, c Mündungsrand der Rüsselscheide und des Rhynchostoms, c—d nicht verschiebbare Wand der Rüsselscheide, d—e verschiebbare (ausstülpbare und einstülpbare) Wand der Rüsselscheide, e—f nicht verschiebbare Wand des Rüssels, f Rand der Mundöffnung am vorderen Ende des Rüssels. D Rhynchodaeum, k Kopfhöhle, m Mundhöhle, o, o′ Ösophagus, zwischen o und o′ liegt die S-förmige Biegung des Ösophagus, angedeutet durch die gestrichelten Linien, p Pharynx, po parieto-ösophageale Muskelfasern, pv parieto-vaginale Muskelfasern, sg Ausführungsgänge der Speicheldrüsen, sd Speicheldrüsen (aus Lang-Hescheler).

[1]) Nach dem bekannten chirurgischen Instrument zum Anstechen der Leibeshöhle, bei dem ein Stilett (hier der Rüssel, ev. mit einem Radulazahne) in einem Rohr (hier der Kegel) bewegt (vorgestoßen) werden kann.

brachten Pharynx hervor (daher „Pfeilzüngler") und tritt an der Spitze des Rüssels zutage. Die Zähne dieser Tiere sind zu einer mehr oder weniger geschlossenen Rinne zusammengelegt, welche berufen ist, das Sekret einer Giftdrüse (6), deren Ausführgang in der Nähe des Pharynx in den Vorderdarm mündet, in die, durch die Zähne gestochene Wunde zu leiten (Conus, Terebra u. a. Fig. 125).

Wie schon angedeutet, wird die Ausstülpung des Rüssels vornehmlich durch den Druck des Blutes erwirkt (Oswald). Doch soll auch die Zirkulärmuskulatur des Kopfes und des Rüssels an dem Akte unterstützend beteiligt sein[1]), ja nach Amaudrut soll sie bei manchen Arten die Ausstülpung allein besorgen. Eine Analyse dieser, vielleicht antiperistaltischen Bewegung liegt nicht vor.

b) Der Beutefang bei den **Testacelliden.**

Ganz anders liegen die Dinge bei den Testacelliden, die gleich den besprochenen Prosobranchiaten Räuber sind, gleich ihnen die Beute durch Vorstoß eines Teiles des Vorderdarms ergreifen, eine Schnauze oder gar einen Rüssel aber nicht besitzen. Hierfür vermögen sie den ganzen mächtigen Pharynx[2]) nicht nur vorzustoßen, sondern ihn hierbei derart

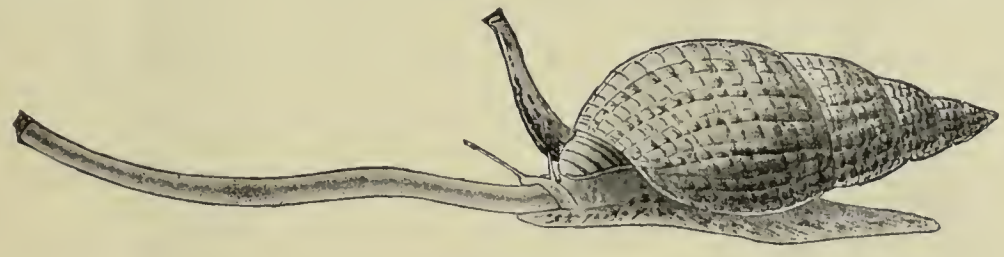


Fig. 124.

Nassa reticulata, nach Oswald. Rüssel (und Sipho) ausgestreckt (aus Lang-Hescheler).

umzukrempeln, daß an seiner Spitze sich nunmehr die Zunge mit den nach hinten gerichteten Radulazähnen befindet. Diese Zähne wirken als Widerhaken, so daß ein großer starker Regenwurm, von der Waffe getroffen und gepackt, sich loszumachen nicht imstande sein soll (Johnstone, S. 348, Fig. 126).

Kiefer fehlen (Testacella), oder sind rudimentär (Daudebardia), um, wie bei den Rhachiglossen, das Ausstoßen, dort des Rüssels, hier des Pharynx nicht zu verhindern.

c) Die **Vorderdarmdrüsen** der Carnivoren.

Ehe wir bei einer Reihe von Prosobranchiaten (u. a.) den Nahrungserwerb und die Nahrungsaufnahme vollkommen verstehen können, müssen wir ihre Vorderdarmdrüsen kennen lernen, die bei diesen Funktionen oft eine bedeutende Rolle spielen. Die hier herrschende Mannigfaltigkeit kann nur angedeutet werden; ausführlicher wollen wir auf die wenigen physiologisch geklärten Fälle eingehen.

Speicheldrüsen sind sehr verbreitet. Sie fehlen wohl nur den Parasiten; bei den Toxoglossen sind sie reduziert; dafür besitzen diese, die er-

[1]) Cuvier, Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817.

[2]) Fast halb so lang, bei Daudebardia mehr als halb so lang, wie der Körper.

wähnte Giftdrüse[1]). Wir unterscheiden zunächst die eigentlichen Speicheldrüsen: einfache bis verzweigte Schläuche oder azinöse Drüsen, zum Teil mit großen endständigen sackartigen Erweiterungen, die in den Pharynx selbst oder vor dem Pharynx münden (siehe z. B. Oswald).

Daneben finden sich oft sekundäre oder akzessorische Speicheldrüsen, die an der Rüsselspitze ausmünden (Fig. 125, 8). Sie kommen vor

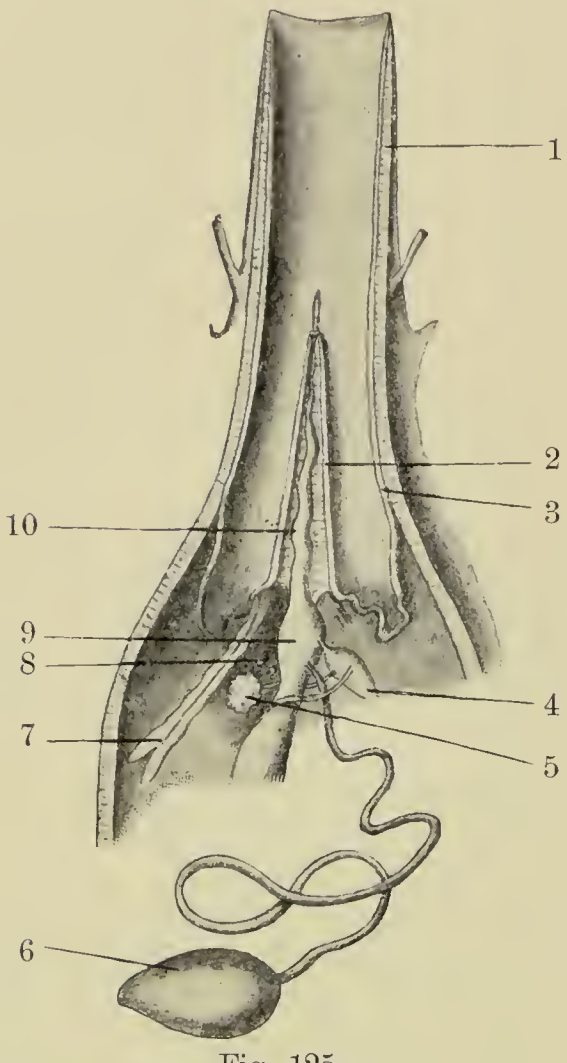


Fig. 125.

Rüssel von Terebra spec. (n. Amaudrut). 1 Rohr, das den eigentlichen Rüssel umgibt (Troikart), ausgestülpt, 2 Rüssel mit Stilett an der Spitze, 3 dauernde Rüsselscheide, 4 Buccalbulbus (Pharynx), 5 gewöhnliche Speicheldrüsen, 6 Giftdrüse, 7 Retraktoren, 8 akzessorisch. Speicheldrüsen, 9 pharyngoösophageale Anschwellung, 10 Buccalrohr (aus Lang-Hescheler).

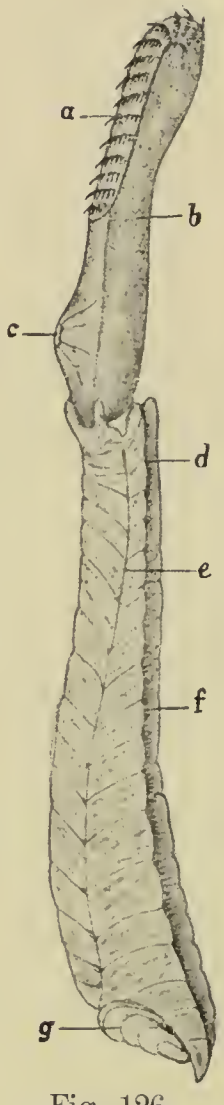


Fig. 126.

Testacella haliotidea (n. Lacaze-Duthiers). Von der rechten Seite. b durch die Mundhöhle ausgestülpter riesiger Pharynx, auf welchem die Radula (a) zutage tritt, c Mündung des Pharynx in den Ösophagus, d Lage der Geschlechtsöffnung, e latero-dorsale Körperfurche, f latero-ventrale Körperfurche, g Mantel, Rudiment des Eingeweidesackes (aus Lang-Hescheler).

z. B. bei Rhachiglossen: Halia, Muricidae, Purpuridae, Olividae, Volutidae, bei Toxoglossen: Terebridae, Conidae[2]), Tänioglossen: Janthina; sie fehlen aber z. B. den Bucciniden.

---

[1]) Toxoglossen besitzen im ganzen: kleine Speicheldrüsen, die in den Pharynx münden, kleine „akzessorische Speicheldrüsen", die an der Spitze des Rüssels münden, endlich die unpaare Giftdrüse.

[2]) Amaudrut.

d) Physiologische Funktion der Speicheldrüsen bei einigen Carnivoren

α) Speicheldrüsen mit Verdauungsfermenten.

Es sind nur eiweißlösende Fermente bekannt geworden. So bei Sycotypus canaliculatus (Taenioglossa)[1]). Diese Art lebt (an der amerikanischen Küste des atlantischen Ozeans) auf Austernbänken. Die Schnecken bohren, offenbar mit der Radula, ein Loch in die Austernschalen und saugen das Fleisch des Lamellibranchiers dann aus. Sycotypus besitzt ein Paar Speicheldrüsen, dessen Sekret durch Einführen einer Kanüle in den Ausführungsgang und elektrische Reizung der Drüse gewonnen werden kann. Es ist eine klare Flüssigkeit, reich an Schleim, von alkalischer Reaktion auf Lackmus. Dieser Speichel nun vermag Fibrin oder Gelatine zu lösen, während er Stärke oder Fett gegenüber unwirksam ist. Glykogen wird nicht nennenswert angegriffen[2]). Mendel und Bradley sind der Ansicht, daß dieser Speichel im Magen seine Wirkung entfalte, denn es fand sich daselbst eine Protease, welche in Extrakten der Magenschleimhaut des Ösophagus und der Mitteldarmdrüse vermißt wurde: Der im Magen gefundene Saft stammt also wahrscheinlich aus den Speicheldrüsen. Dem sei wie ihm wolle, es wäre daran zu denken, daß der Speichel durch das, in die Austernschale gebohrte Loch auf den Körper der Beute gespieen wird, um deren Fleisch zu lösen, die Lösung durch das Loch aufzusaugen. Dafür spricht einmal die Art der Nahrungsaufnahme, dann die Lokalisation der Proteasensekretion in Speicheldrüsen.

β) Speichel mit freier Säure.

Einer großen Anzahl carnivorer Schnecken dienen Muscheln und Echinodermen zur Nahrung. Die Frage, wie sie solch wohl geschützter Beute sich bemächtigen könnten, hat die Forscher vielfach beschäftigt. „Der gewöhnliche Weg, das Muschelfleisch zu erhalten", sagt Johnstone[3]), „besteht darin, ein Loch durch die Schale zu bohren, durch welches sie ihr bedauernswertes Opfer erreichen. Untersucht man eine Anzahl Klappen toter Schalen, insbesondere von Mactra und Anatina, so sieht man bei vielen, und insbesondere in der Nähe der Buckeln eine kleine runde Öffnung, mit einer Regelmäßigkeit und Zierlichkeit eingebohrt, welche der Bohrer des Künstlers nur nachahmen kann und diese Löcher sind das Werk der fraglichen Bauchfüsser (Gastropoden). Indem sie die zur Beute dienende Schale mit der Scheibe ihres Fußes festhalten, setzen sie da, wo sie einbohren wollen, die Spitze ihres Rüssels an und gelangen durch Kratzen mit ihrer fadenförmigen rauhen und dornigen Zunge und wie einige meinen, unterstützt durch die erweichende Wirkung irgend eines Auflösungsmittels[4]), nach vieler Anstrengung allmählich dahin, die Schale zu durchbohren". . . . „Réaumur entdeckte auf dem Boden einiger noch nicht vollendeter Löcher ein stärkeres Wasser, welches nach seiner Meinung von auflösender Eigenschaft war." Cuvier[5]) aber glaubte diesen Saft als Sekret der

---

[1]) Mendel, Lafayette, B. und Harold C. Bradley, Amer. Journ. Physiol. Vol. 13, 1905. p. 17.

[2]) Ähnlich liegen die Dinge bei einem Verwandten von S., nämlich Fulgur carica.

[3]) Johnstone, Einleitung in die Conchyliologie. Deutsche Übers. Stuttgart 1853.

[4]) Von mir gesperrt.

[5]) Cuvier, Mémoire sur les mollusques XV., p. 9, nach Johnstone.

Speicheldrüse ansehen zu müssen. Die Annahme solchen, die Schale lösenden Saftes, blieb freilich nicht unwidersprochen[1]), doch ist an seinem Vorhandensein, wenigstens bei einzelnen Arten, nach neueren Forschungen nicht mehr zu zweifeln: Im Jahre 1854 entdeckte Troschel[2]) freie Säure im Speichel von Dolium galea. Ein von ihm durch Zerschlagen der Schale gereiztes Tier, stülpte den Rüssel aus und spritzte aus diesem einen dicken Strahl einer glashellen Flüssigkeit. Diese erzeugte auf dem, mit Marmorplatten belegten Zimmerboden lebhaftes Schäumen: es handelte sich also um starke freie Säure.

Spätere Nachuntersucher konnten zeigen, daß der Speichel einer Reihe von Prosobranchieren und einiger Opisthobranchier freie Säure (verschiedener Art) enthalte. Panceri (siehe weiter unten) wies Säure nach bei den Prosobranchiaten: Dolium galea, Cassis sulcosa, Cassidaria echinophora, Tritonium nodiferum, T. hirsutum, T. corrugatum, T. cutaceum, Murex brandaris, M. trunculus. Bei den Opisthobranchiaten: Aplysia camelus, Pleurobranchaea meckelii, Pleurobranchus tuberculatus, P. testudinarius, P. brevifrons, Oscanius membranaceus und O. tuberculatus u. a. m.

Die Natur der Säure.

a) Mineralsäuren: Der Säurespeichel von Dolium galea wird in beträchtlichen Mengen abgeschieden. Troschel fing in einem Fall von einem Exemplar „volle 6 Lot preußischen Gewichts“ (etwa 100 g) auf, und R. Maly[3]) fing den ausgestoßenen Saft eines Exemplars von Dolium galea (zum Teil) auf und gewann hierbei 50 ccm.

Beschaffenheit und Analyse des Saftes (Boedecker in Troschels zitierter Schrift S. 173). Das Sekret ist farblos, nicht schleimig, nach einem halben Jahr frei von jedweder Zersetzung, ohne besonderen Geruch, stark sauer. Spez. Gew. 1,039. Albumin ist nicht darin enthalten (der Speichel bleibt beim Kochen, auch nach Neutralisierung des größten Teils der Säure klar). Weder Harnstoff, noch Zucker sind nachweisbar, überhaupt ist der Gehalt an organischem Material sehr gering. Die Asche besteht aus Sulfaten von Mg, K, Na, und wenig Ca.

Freie Schwefelsäure und Salzsäure sind die wichtigsten Bestandteile des Saftes.

Folgende Mengen wurden von verschiedenen Autoren gefunden (Siehe **Tabelle** auf Seite 287).

b) Asparaginsäure. Nicht alle Säureschnecken, von denen wir oben einige aufzählten, scheiden (wie man ursprünglich annahm) freie Mineralsäure aus. Im Sekret eines Tritonium nodosum, das Schönlein[4]) hatte stehen lassen, bildete sich ein weißer, kreidiger Niederschlag, nach etwa einer halben Stunde erstarrte das Sekret zu einem Krystallbrei. Schwefel- oder Salzsäure fehlen in diesem Speichel. Die Vermutung, daß die N-haltige krystallisierende Substanz Asparaginsäure sei, wurde durch Henzes[5]) Untersuchung zur Gewißheit (Asparaginsäure + Pepton). Ein

---

[1]) Da Costa, Elements of Chonehology p. 266 naeh Johnstone; Albany Haneoek, Ann. Mag. nat. Hist. Vol. 15, p. 113.

[2]) Trosehel, Journ. prakt. Chem. Bd. 63, 1854, S. 170 (Aus Ber. Berliner Akademie, August 1854) und anderen Orts.

[3]) Maly, Sitz.-Ber. math. nat. Cl. Akad. Wiss. Wien Bd. 81, 1880, Abt. 2, S. 376.

[4]) Sehönlein, K., Zeitsehr. Biol. Bd. 36, 1898, S. 523.

[5]) Henze, M., Ber. deutseh. ehem. Ges., Jahrg. 34, Bd. 1, 1901, S. 348.

Drüsenpaar von 9,075 g Gewicht liefert bei Reizung, jedoch ohne ausgepreßt zu werden, 3,763 g abtropfenden Sekrets (also 40,0% des Drüsengewichts) mit 0,416 g krystallinischer Substanz (= 11,6% des Gesamtsekrets). **Tabelle** (z. S. 286).

(Dolium galea)	Boedecker	De Luca und Panceri[1]) I$_1$	I$_2$	II	Maly[2])
Freie Schwefelsäure .	2,7%	3,42%	3,3%	4,05% insgesamt	0,98%
„ Salzsäure . . .	0,4%	0,58%	0.6%	0,02%	
Gebundene Schwefelsäure	1,4%	0,20%	0,1%	—	
Wassser	93,9%	94,—%	93,6%	89,50%	
Rest (Magnesia, Kali, Natr., etw. Ammoniak, Kalk, Organisches etc.)	1,6%	1,80%	2,4%	6.43%	
	100,—%	100,—%	100,—%		

Schönlein fand Asparaginsäure weiterhin noch bei Tritonium parthenopaeum und Tritonium corrugatum, sowie bei Cassis sulcosa. Cassis echinophora hingegen liefert wiederum nur Schwefelsäure.

Die funktionelle Bedeutung der Sekretion freier Säure bei den Schnecken.

Daß bei dem Versuch, die Bedeutung dieser sauren Sekrete zu erklären, die Arbeit nicht da wieder aufgenommen wurde, wo Réaumur und Cuvier sie abgebrochen hatten, lag daran, daß Troschel Dolium galea irrtümlicherweise für einen ausschließlichen Pflanzenfresser hielt. So äußerte Troschel die Vermutung, daß die Säure lediglich als Verteidigungswaffe aufzufassen sei, die das von ihm beobachtete Tier ja ausstieß, als es gereizt worden war. Die Möglichkeit, daß andere Schnecken, denen Echinodermen und Muscheln zur Nahrung dienen, das Sekret zum Öffnen der Schalen oder der harten Haut dieser Beutearten verwenden möchten, räumte Troschel freilich ein. Daß ein, an freien Säuren so reicher Saft, als Waffe Verwendung finden kann, ist ohne weiteres zuzugeben, selbst wenn man bedenkt, daß innerhalb des Seewassers gegen einen Feind gespritzt, die Säure sofort eine reichliche Verdünnung erleiden muß. Tatsache ist, daß auch unter Wasser der „Speichel" von gereizten Tieren ausgestoßen wird (Versuche in lackmushaltigem Wasser, Panceri bei Pleurobranchidium). Das Integument vieler Seetiere ist gegen chemisch differente Stoffe sehr empfindlich, auch vermögen die Schnecken beim Ausspritzen, den Saft sehr genau auf den Angreifer zu lokalisieren (im Versuch auf das Instrument, mit dem das Tier gereizt wird; Panceri, Schönlein). Andererseits aber sezerniert Pleurobranchaea meckelii, wenn gereizt, ihre Säure nur tropfenweise, zur Verteidigung genügt ihr, die außerdem von der ganzen Körperoberfläche

[1]) de Luca, S. und A. Panceri, I. C. R. Acad. Sc. Paris T. 65, 1867, p. 577; II. ibid. p. 712. In der ersten Arbeit kam als Tier 1, ein Exemplar von 2005 g, als Tier 2, von 855 g zur Verwendung. Siehe auch Ann. Sc. nat. Zool. (5) T. 8, 1867, p. 82, T. 10, p. 89.

[2]) In dem von Troschel gesammelten, etwa 12 Jahre „in einem nicht vollkommen dicht schließenden Stöpselglase" aufbewahrten Safte (Sp. Gew. 1,059).

abgeschiedene Schwefelsäure. Tritonium parthenopaeum, Tritonium corrugatum sowie Cassidaria sind durch Reizung zum Ausspritzen ihres Säurespeichels gar nicht zu veranlassen. Da dergestalt die Säure keine bloße Verteidigungswaffe sein konnte, so sah man sich nach einer anderen Funktion für sie um. Bei der Verdauung, fand man übereinstimmend, spielt sie keine Rolle: In der Norm gelangt sie nicht in den Magen, Kalkspicula der Beute bleiben im Magen von Pleurobranchidium testudinis unverändert (Panceri, auch Troschel). Maly (Dolium galea), Henze (Tritonium nodosum), Fr. N. Schulz[1]) (Pleurobranchaea meckelii) vermißten jedwede eiweißverdauende Wirkung des Sekrets oder der Extrakte aus den Drüsen (Maly, untersuchte auch erfolglos die Wirkung auf Stärke). Ja, gelangt bei Pleurobranchaea meckelii, offenbar abnormerweise, infolge der Reizung, die Säure in den Verdauungstrakt, so hindert sie die Wirkung des daselbst enthaltenen tryptischen Ferments, das erst wieder Eiweiß löst, wenn das Gemenge neutralisiert oder alkalisiert wurde. In der Norm gelangt der Speichel gar nicht in den Darm, da er nur nach Ausstülpung des Pharynx ausgetropft wird, wobei die Mündungen der Drüsen unmittelbar nach außen führen (Schulz).

So nahm denn R. Semon[2]) die von Réaumur und Cuvier gefundene Fährte wieder auf. Zunächst zeigte Panceri[3]), daß Dolium galea kein ausschließlicher Pflanzenfresser sei. Er fand im Verdauungstrakt dieser Schnecken kleine Holothurien (wie Phyllophorus), Bruchstücke von Bryozoen, Spicula von Kalkschwämmen u. a. m. Semon fand bei Fütterungsversuchen, daß Dolium und Tritonium „furchtbare Gegner" der Seesterne und Holothurien sind.

10 Minuten nach Fütterung eines Tritonium mit Holothuria poli fand sich an dieser letzteren im „Bereich, innerhalb dessen die Holothurie gepackt und teilweise in den Rüssel der Schnecke hineingezogen war . . ., die Epidermis und die oberflächlichen Lagen der Cutis zerstört, die Kalkplatten lagen in großer Menge entblößt". Bei dieser und ähnlichen Fütterungen wurden die Opfer total verschlungen: Holothurien von 21 cm Länge durch Tritonium nodiferum, von etwa 28 cm Länge, innerhalb 4 Stunden, Asterias glacialis mit Größtdurchmesser von 138 mm (134 g) durch ein Tritonium von 295 mm Längsdurchmesser der Schale, in der gleichen Zeit. Kam es somit nicht auf ein Anbohren der Haut an, so fanden sich doch auf dem Boden des Aquariums, da, wo die Mahlzeit stattgefunden hatte, „eine Anzahl von weißglänzenden, harten Fragmenten, die größtenteils aus kohlensaurem Kalk bestehen . . . In einigen Fällen ließ sich noch ungefähr erkennen, daß diese Kalkstücke stark angegriffene Reste von Skelettelementen von Seesternen waren. In den meisten Fällen waren es aber nur minimale undefinierbare Bröckchen".

Erbrochene[4]) Armreste von Seesternen zeigten am proximalen Ende, daß der Kalk der verschiedenen Platten größtenteils zerstört war, „so daß zwar die Form noch einigermaßen erhalten ist, derselben aber nur noch geringe Mengen von Kalk zugrunde liegen". Die Stacheln sind durchweg zerstört. Auch soll nach Henze ein Seestern, auf den

[1]) Schulz, Fr. N., Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 5, 1905, S. 206.
[2]) Semon, Richard, Biol. Zentralbl. Bd. 9, 1890, S. 80.
[3]) Panceri, P., Atti. Accad. Sc. fis. nat. Torino Vol. 4, 1869 (nach Semon).
[4]) Durch Aufbewahren der Tiere in sehr wenig Wasser kann solches Erbrechen veranlaßt werden.

ein Exemplar von Tritonium nodosum gekrochen war, weich werden und zu zerfallen beginnen (S. 353 Fußnote).

Wir schließen aus alledem: Die Säure dient nicht, den Gesamtkalk der Nahrung aufzulösen. Hierzu wäre z. B. bei Asterias glacialis etwa 1 Liter Doliumspeichel notwendig. Es wird wohl nur so viel Speichel abgesondert, als nötig ist, die Nahrung den Verdauungsorganen zugänglich zu machen: Verfütterten Fischen wird mit der Radula das Fleisch von den Skeletteilen abgefressen, diese letztere keineswegs gelöst, sondern ausgestoßen. Die Verwendung der Säure, um die Nahrung dem Tiere zugänglich zu machen, dürfte übrigens mit mehr Erfolg, als bei diesen Echinodermenfeinden, bei Muschelfressern nachzuweisen sein, die sich des Fleisches ihrer Beute durch das uns bekannte kleine Loch in der Schale bemächtigen. Insbesondere, wenn es sich da um dickschalige Muscheln handelt, mag „des Feindes Radula allein schwerlich die Arbeit leisten, wohl aber, wenn vorher eine Anätzung durch die Säure stattgefunden hat". [1])

Daß die Säure wirklich auf diese Weise Verwendung findet, lehrt Natica, die am Rüssel ein saugnapfartiges Organ besitzt. Das Epithel des Napfinneren soll selbst die Säure abscheiden, wenn der Napf sich beim Bohrakt auf der Schale des Beutetieres festsaugt.

Zu beachten ist, daß von einer Lösung des Kalkes nicht die Rede sein kann. Schwefelsaurer Kalk löst sich im Wasser nicht nennenswert auf; allein die Umwandlungen des kohlensauren in schwefelsauren Kalk bedingt es, daß die Substanz ihre Festigkeit verliert, sich zwischen den Fingern zu einem Pulver zerreiben läßt und so der bohrenden Radula keinen Widerstand mehr entgegenzustellen vermag [2]).

Immerhin mag die Säure, in manchen Fällen, auch als Angriffswaffe dienen. Preyer [3]) fand in der Tat, daß Schwefelsäure imstande sei, Echinodermen zu lähmen, sie zwingend die Saugfüßchen einzuziehen, mit denen sie sich zuvor an der Unterlage so fest verankerten, daß an ein Verschlucken von seiten der Schnecke (Dolium) nicht zu denken gewesen wäre. Auch Schulz glaubt eher an eine Giftwirkung des Sekrets, als an ihre Verwendung zum Kalkauflösen: Viele Säureschnecken verzehren Beuteobjekte, die keineswegs derart von Kalkskeletten geschützt sind, daß der Gebrauch eines Kalklösungsmittels motiviert wäre. So enthielt Vorder- und Mitteldarm von Oscanius tuberculatus, Ascidienstücke, deren Spicula keine Veränderungen aufwiesen. —

Genug, die Nahrungsaufnahme durch die carnivoren Schnecken ist noch reich an Problemen: Wir wissen von vielen Arten, daß sie kleine Löcher in die Schalen lebender Muscheln bohren, die jedem bekannt sind, der am Strande Muschelschalen aufgelesen hat. Diese Löcher können sicherlich auch durch die bloße Bohrtätigkeit der Radula hergestellt werden. Bei Sycotypus ist von einer sauren Sekretion keine Rede [4]). Hingegen dürften die muschelfressenden Säureschnecken ihr Sekret zur Unterstützung der Radula recht wohl verwerten, zum mindesten ist das bei ihnen die einzige zurzeit denkbare Verwendung des Saftes: denn zu was

[1]) Simroth, H., Biol. Zentralbl. Bd. 9, 1890, S. 287 (z. B. Venus cassina durch Purpura haemastoma).

[2]) Auch die Schwerlöslichkeit der Asparaginsäure in reinem Wasser ist kein Einwand gegen ihre analoge Verwendung, denn Henze fand, daß sie sich in Seewasser gut auflöst.

[3]) Preyer, W., Nat. Wochenschr. Bd. 5, 1890, S. 481 (nach Zool. Jahresber.).

[4]) Mendel, Lafayette und Bradley, Amer. Journ. Physiol. Vol. 13, 1905, p. 17.

soll ihnen ein Gift dienen, denen doch nach Bohrung des Loches eine bewegliche Muschel nicht mehr und nicht weniger Widerstand entgegen-

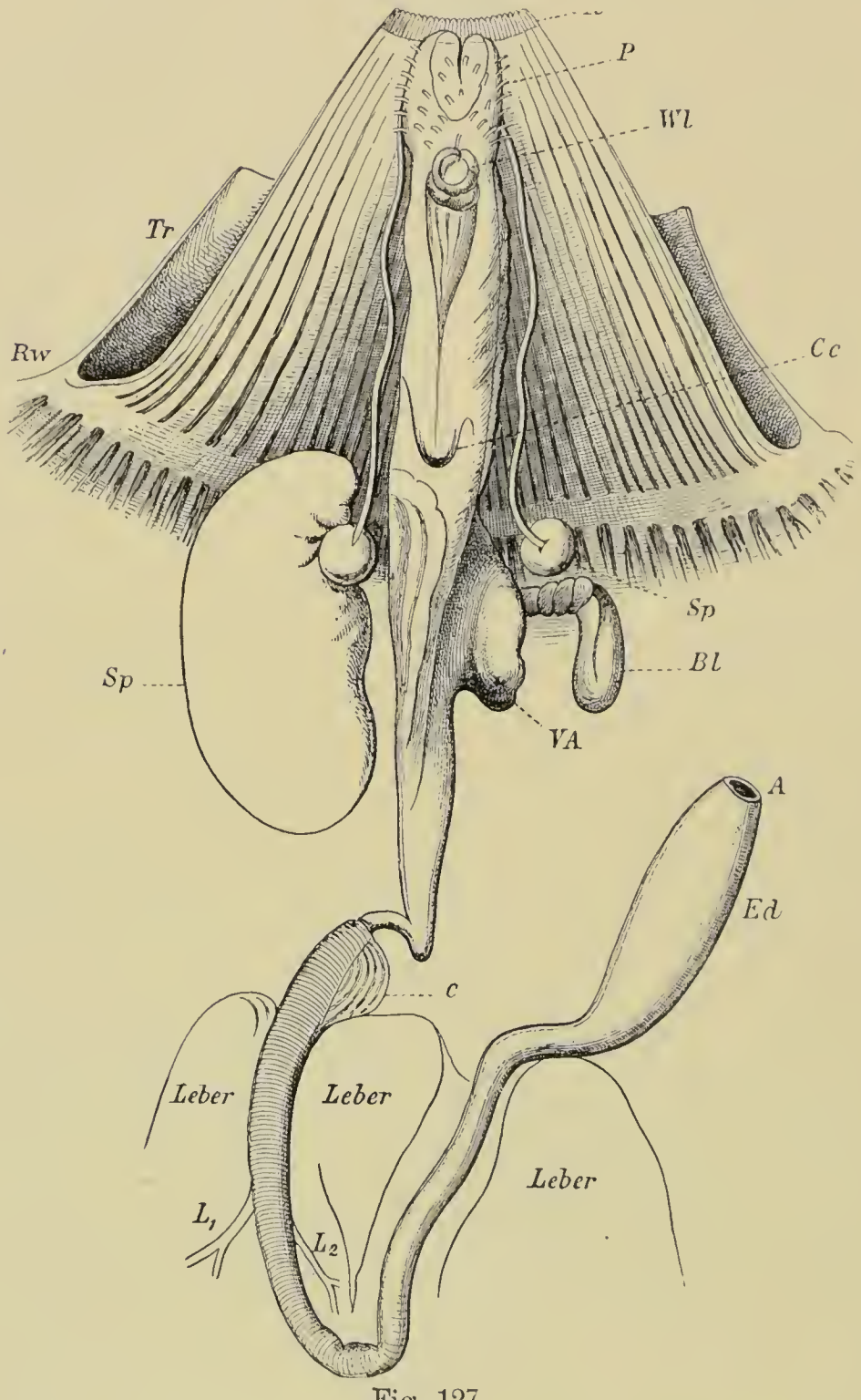


Fig. 127.

Rüssel und Darm von Dolium, von oben. A After, Bl Blindsack am Vorderdarm, c vordere unterere Magenaussackung, Cc dorsale Ausstülpung des Vorderdarms, Ed Enddarm, L_1 L_2 Ausführgänge der Mitteldarmdrüse, P parieto-ösophageale Muskeln, R Rhynchostom, Rw Ringwulst, Sp Säuredrüsen, von der rechten ist der sackförmige Teil weggeschnitten, Tr Troikart, VA unpaare untere Vorderdarmaussackung, Wl dorsaler Wulst des Vorderdarms (nach Simroth aus Bronn).

setzt, als eine gelähmte. Das ist ja nun hinwiederum bei Echinodermenfressern anders, bei denen eine Giftwirkung der Säure, allein, oder neben der Kalklösung, als Funktion des Speichels recht wohl denkbar wäre.

Dann bleibt uns noch die Frage, wie durch ein winziges Loch, keineswegs groß genug, den Rüssel des Räubers hindurch zu lassen, die Schnecke sich des Muschelfleisches bemächtigen kann. Wir hörten bei Sycotypus und Fulgur von einer Protease im Speichel. Daß sie bei Dolium, Tritonium und Pleurobranchaea fehlt, hat mit unserer Frage nichts zu tun, das sind keine Muschelfresser. Aber vorderhand wissen wir noch nichts von der eiweißlösenden Wirkung des Speichels anderer Schnecken, denen Muscheln zur Nahrung dienen, und ob Sycotypus mit seinem Speichel die Austern schon in ihrer Schale verdaut, oder deren Fleisch sonstwie durch das Bohrloch zu erlangen weiß, das ist uns durchaus unbekannt. —

e) Die **Sekretion** des Säurespeichels.

α) Bei Prosobranchiaten. (Fig. 127.) Die Säuredrüsen haben, einander im allgemeinen ähnlich, folgende Gestalt[1]): Dem in den Pharynx

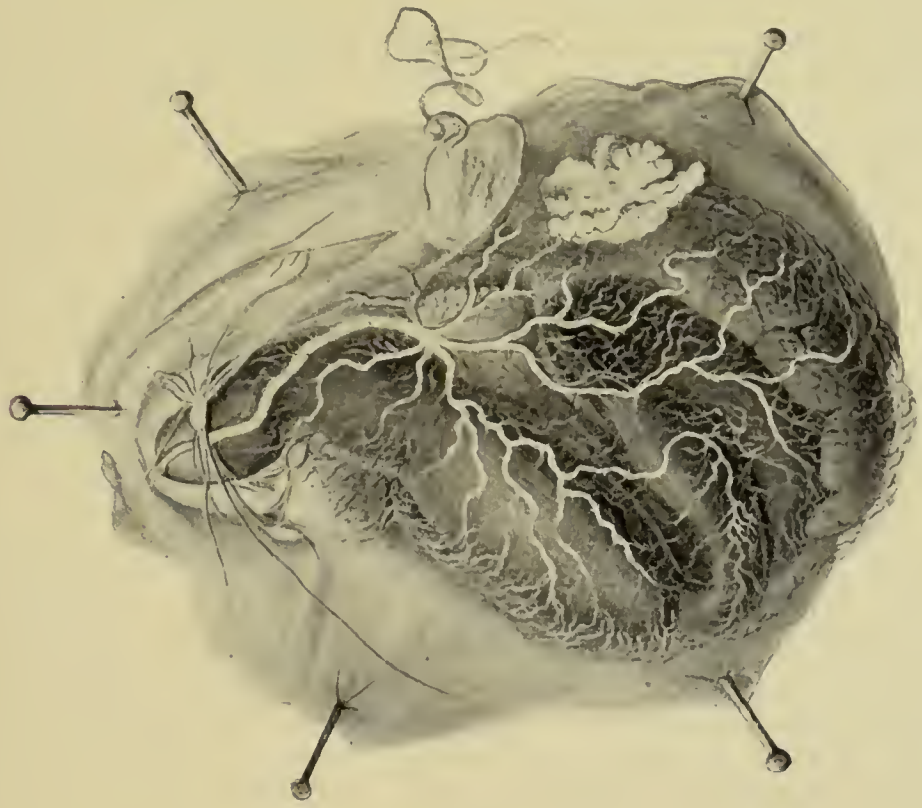


Fig. 128.

Situs der Säuredrüse von Pleurobranchaea meckelii: Leibeshöhle durch einen dorsalen Längsschnitt eröffnet. 1½ fach der natürl. Größe (nach Fr. N. Schulz).

mündenden Ausführgang folgend, gelangen wir in einen kleinen kugeligen, drüsigen Abschnitt, den der Gang durchbohrt, der also wie „ein drüsiger Ring um den Ausführgang" angeordnet ist[2]) (acinöse Drüsen). Von diesem vorderen (distalen) Drüsenabschnitt läuft der Gang als solcher noch eine ganz kurze Strecke durch die Leibeshöhle, um sich dann zu einem ansehnlichen Sacke zu erweitern, der als Reservoir dient und proximal eine Reihe kleiner drüsiger, muskelumsponnener Cöka aufnimmt. Dieses Reservoir ist mit starker Membran und Muskulatur (das Sekret kann mit großer Wucht ausgestoßen werden) versehen. Panceri hält den Sack mit seinen drüsigen Anhängen für das eigentliche Säure-

[1]) Panceri, Ann. Sc. nat. Zool. (5) Vol. 10. 1868. p. 89.
[2]) Troschel, Journ. prakt. Chem. Bd. 63, 1854, S. 170.

organ; denn bei Ranella gigantea z. B., bei der keinerlei Säuresekretion stattfindet, ist der kleine, distale Drüsenteil, aber auch nur dieser, vorhanden; auch reagiert nach Schönlein dieser distale Teil bei Säureschnecken alkalisch.

Nach Troschel soll die Säuredrüse von Dolium galea die Größe eines Taubeneies besitzen, nach de Luca und Panceri[1]) aber kann sie durch das Sekret (in gefülltem Zustande also) bis zur Größe eines Hühnereies geschwellt werden, und die beiden Autoren geben folgende Gewichte an: Ein Tier von 2005 g hat eine Drüse von 150 g, ein solches von 855 g, eine Drüse von 80 g.

β) Die Opisthobranchier[2]). Die Säuredrüse von Pleurobranchaea meckelii (Tectibranchiat) ist kein kompaktes Organ, sondern ein verzweigtes Schlauchsystem. (Fig. 128.) „Ein 2—3 mm starker Ausführungsgang löst sich, nachdem er sich zunächst in wenige Hauptäste geteilt hat, in eine Unzahl, sich dichotomisch teilender Endäste auf, die, als feines Netz durch Bindegewebsfasern miteinander lose verknüpft, nicht nur gewissermaßen eine Hülle der Eingeweide bilden, sondern auch in die Maschen zwischen den einzelnen Organen eindringen und auch einzelne Organe noch mit einem besonderen Netzwerke umspinnen". Der Ausführungsgang selbst mündet in den Ösophagus in der Nähe von dessen Eintritt in den Pharynx. Auch diese Drüsen sind mit einem muskulösen Netzwerk umsponnen.

γ) Histologie der Sekretion. Bei Pleurobranchaea meckelii bestehen (nach Schulz) die Schläuche der Säuredrüse neben faserigen Stützzellen aus Drüsenzellen. Letztere enthalten im reifen Zustande eine einzige sehr große Vakuole an der freien Oberfläche, während sich an der Zellbasis der Plasmarest mit Kern befindet.

Es scheint, daß die Entleerung des Saftes aus den Zellen in das Schlauchlumen hier veranlaßt wird, durch den Druck der, die Schläuche umspinnenden Muskulatur, einen Druck, der zugleich das Sekret der Drüsenmündung zutreibt. Nach Entleerung finden sich, entsprechend dem geringen Plasmarest, nur kleine Zellen, die nun aber wachsen und dann mehr Plasma aufweisen; in dessen Mitte befindet sich der Kern, der sich gleichfalls vergrößert. Zunächst ist das Plasma durchsetzt von einer großen Anzahl kleiner Flüssigkeitstropfen, die endlich wieder zur großen Sekretvakuole zusammenfließen.

Bei Cassidaria echinophora und Oscanius spielt sich die Abscheidung des Saftes von seiten des Plasma ganz ähnlich ab, wie bei Pleurobranchaea, während die Sekretionsbilder bei Murex brandaris und Murex trunculus mehr an diejenigen erinnern, die von den Speicheldrüsenzellen höherer Tiere allgemein bekannt sind.

δ) Physiologie. Die Drüsenzellen können durch elektrische Reizung zur Sekretion veranlaßt werden (Schönlein). Aber auch Gifte sind nicht ohne Wirkung (nach Pilocarpin- und Physostigminvergiftung, Vorherrschen der eben entleerten Zellen). Atropin war bei Pleurobranchaea ohne Wirkung, während dieses Gift sowie Pilocarpin bei Murex brandaris und Murex trunculus charakteristische Veränderungen im Bau der Drüsenzellen verursacht.

---

[1]) de Luca und Panceri C. R. Acad. Sc. Paris T. 65, 1867, p. 577 und p. 712.

[2]) Schulz, Fr. N., Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 5, 1905, S. 206. Siehe auch Saint-Hilaire, K., Travaux Soc. imp. Natural. St. Pétersbourg T. 33, Fasc. 2. Schriften Naturforscherges. Univ. Iurjeff (Dorpat) Bd. 15, S. 1.

In allen Fällen ist es die Aufgabe der, die Drüse (Opisthobranchier wie Prosobranchier) umspinnenden Muskulatur, den gebildeten Saft auszustoßen. Geschieht dies bei den langen dünnen Schläuchen von Pleurobranchaea nur tropfenweise, so vermögen die Prosobranchier durch Kontraktion der Reservoirmuskulatur den Saft in einem Strahl von beträchtlicher Länge auszustoßen: Dolium galea spritzt in der Luft „mehrere Fuß weit" (Troschel) und Tritonium nodosum stößt einen ½—¾ m langen Strahl aus (Henze). —

f) Die **chemischen Vorgänge** bei der Säuresekretion.

Über die chemischen Vorgänge bei der Sekretion ist wenig bekannt. Es scheint, daß in den Vakuolen der Drüsenzellen noch keine freie Schwefelsäure sich findet. Saint-Hilaire injizierte den Tieren Methylenblau und Neutralrot. Die Farbstoffe gelangten in die Drüsenzellen, zeigten aber keine freie Säure an. (Gleiches Resultat mit Ba und Pb.) Schulz vermochte nicht seine Indikatoren durch das Blut in die Vakuolen der Drüsenzellen gelangen zu lassen.

In diesem Zusammenhange muß auf den eigentümlichen Umstand aufmerksam gemacht werden, daß in dem Reservoir der Prosobranchierdrüsen, neben dem Sekret, zahlreiche Gasblasen sich finden, die aus Kohlensäure bestehen. Diese Säure nimmt an Menge zu, wenn man die Drüse aufschneidet. De Luca und Panceri[1]) fingen aus der erwähnten Drüse von 150 g, 343 ccm CO_2 auf, während 6 Stunden nach dem Tode des Tieres eröffnet, die Drüse keine Kohlensäure mehr abscheidet. Schönlein[2]) ist denn auch der Meinung, daß die Kohlensäurebildung mit dem Sekretionsakte Hand in Hand gehe (Zersetzung einer organischen Substanz: Tritonium nodosum mit Asparaginsäure). Jedenfalls sah er Zunahme der Gasentwicklung bei elektrischer Reizung der Drüse. Was aber in Wirklichkeit die Kohlensäureentwicklung mit der Bildung des Sekrets zu tun hat, ist umso schwerer einzusehen, als jenes Gas sowohl bei der Bildung von Schwefel- (Dolium) als von Asparaginsäure (Tritonium) auftritt.

Das wichtigste Problem, das sich auf die Drüsen bezieht, ist der chemische Vorgang bei der Bildung der Säuren, ein Problem, das mit demjenigen der Bildung freier Salzsäure im Wirbeltiermagen einige Ähnlichkeit haben mag. Unser Wissen über diese chemischen Vorgänge bei den Säureschnecken ist äußerst gering, wir werden uns mit der Darstellung der Hypothesen kurz fassen dürfen:

α) Asparaginsäure[3]). Henze fand in den Säuredrüsen von Tritonium, neben Asparaginsäure, Pepton. Er nahm das Vorhandensein eines spezifischen Fermentes an, berufen diese beiden Spaltprodukte aus dem (Blut-) Eiweiß zu bilden. Solch ein Ferment in der Drüse nachzuweisen mißlang.

β) Schwefelsäure. Die Frage, wo der zur Schwefelsäurebildung notwendige Schwefel herstamme, sucht Schulz bei Pleurobranchaea zu entscheiden. Er hält die Tiere in sulfatfreiem Wasser (nach C. Herbst). Allein die Tiere sterben nach zu kurzer Zeit, als daß man an ihnen etwas, auf unsere Frage Bezügliches lernen könnte. Hatten die Tiere je längere

[1]) De Luca und Panceri, C. R. Acad. Sc. Paris T. 65, 1867, p. 577 und p. 712.

[2]) Schönlein, Zeitschr. Biol. Bd. 36, 1898, S. 534.

[3]) Henze, M., Ber. deutsch. chem. Ges., Jahrg. 34, 1909, S. 348.

Zeit in dem (oft gewechselten) sulfatfreien Wasser gelebt (ein Tier 7 mal 24 Stunden), so fand Schulz die Drüsen mazeriert. Nach kurzer, nicht deletärer Einwirkung des genannten Mediums zeigten die Schläuche keine Besonderheit, höchstens schien es, als ob die sekretleeren Schläuche der Zahl nach überwiegen.

Versuche mit Salzlösungen, die als Sekretionsbeförderer hätten angesehen werden können, ergaben keinerlei histologische Resultate.

Trotzdem müssen wir als Quelle für den Schwefel der Säure (mineralische) Sulfate ansehen, denn aus dem Eiweiß kann er nicht gut stammen: Um bei Dolium galea 10 ccm Sekret mit 3% H_2SO_4 zu bilden, bedarf es 65 g Eiweiß (mit 1% S und 85% Wasser). Kleine Exemplare solcher Schnecken besitzen Drüsen von nur etwa 30 g (große produzieren viel mehr Sekret). Das Blut dieser Tiere ist viel zu eiweißarm, um solche Mengen Schwefel liefern zu können, besonders da Schulz sich auf histologischem Wege von der Schnelligkeit der Sekretbildung überzeugte; auch im Hunger geht diese Bildung vor sich. Schulz meint, daß der Schwefel Sulfaten des Blutes entstammt, zu deren schneller Aufnahme, die fein verzweigte Gestalt der Drüse bei Pleurobranchaea sehr zweckmäßig erscheint[1]).

Eine Vorstellung zu gewinnen von der Art, wie etwaige vorhandene Sulfate innerhalb der Drüse zu Schwefelsäure umgesetzt werden könnten, ist eine Aufgabe, die sich Maly[2]) stellt; er erkennt aber selbst die Ungangbarkeit aller, als möglich erscheinender Wege zur Lösung dieser Aufgabe. Einige Beispiele: Da Oxalsäure oder Calciumoxalat, Gips unter Bildung freier Schwefelsäure zu zersetzen imstande sind, sucht er in den Geweben von Dolium nach solchen Substanzen, aber vergeblich. Weiterhin denkt er an die Möglichkeit, daß die Kohlensäure, von der wir sprachen, selbst an dem Prozeß beteiligt sein könne, vielleicht durch Zerlegung eines Sulfats. Allein solch ein Vermögen der Kohlensäure ließ sich nicht nachweisen.

g) Ösophagusdrüsen.

Neben den uns bislang bekannten Drüsen, den Speicheldrüsen, die meist in den Pharynx ausmünden, und den akzessorischen Drüsen, deren Ausführungsgänge sich vor denjenigen der Speicheldrüsen ins Freie öffnen (meist an der Rüsselspitze), gibt es noch eigentliche Ösophagusdrüsen.

Im einfachsten Falle sind es Ösophagustaschen mit drüsigem Epithel (Docoglossa, Rhipidoglossa), aus denen bei den Tänioglossa Drüsenkrausen („Jabots") werden: Kurzum, Drüsen, die in recht verschiedener Form auftreten, mit verschiedenen Namen belegt werden, nach Amaudrut[3]) aber morphologisch gleichwertige Gebilde sein sollen. So die „Leibleinschen Drüsen" bei Rhachiglossen, „Subösophagealdrüsen" bei Dolium und schließlich die uns bekannte unpaare Giftdrüse der Toxoglossen, die das Gift liefern, das durch den Kanal oder die Rinne der Radulazähne, in die von ihnen gestochene Wunde der Beute gelangt. Weitere physiologische Daten scheinen nicht vorzuliegen.

h) Andere Drüsen.

Auch Drüsen, die nicht zum Verdauungsapparat gehören, sollen gelegentlich bei dem Nahrungserwerb eine Rolle spielen. Sie befinden sich

[1]) Zu beachten ist, daß nach Schönlein auch die ausgeschnittene Säuredrüse von Tritonium zu sezernieren vermag, l. c. S. 542.

[2]) Sitz.-Ber. math. nat. Cl. Akad. Wiss. Wien Bd. 81, 1880, Abt. 2, S. 376.

[3]) Amaudrut, Ann. Sc. nat. Zool. T. 7, 1898, p. 1.

in der Nähe der Kiemen, und heißen allgemein Hypobranchialdrüsen (Prosobranchier, Opisthobranchier). Meist dürfte es sich um Verteidigungswaffen handeln. Doch glaubt Raphael Dubois[1]), daß die Purpurdrüse von Murex brandaris und M. trunculus auch als Angriffswaffe Verwendung finden könne. Es gelang ihm, den Drüsen ein lähmendes Nervengift zu extrahieren (für Fische, Frösche etc.). Auch beobachtete er ein Exemplar von Murex brandaris beim Verzehren eines Hippocampus. Das Fischchen war vollkommen gelähmt.

Endlich ist die Verwendung der Schleimsekretion der Fußdrüse zum Fang kleiner Lebewesen durch Vermetus zu erwähnen. Dieser Prosobranchiat sitzt mit der Schalenspitze fest. Die große Fußdrüse, der Funktion bei der Lokomotion durch diese festsitzende Lebensweise enthoben, scheidet einen „Schleimschleier" ab, „der sich vor dem Munde ausbreitet und von Zeit zu Zeit mit dem Mikrotrophon (Kleinlebewesen, Partikel etc.), das sich darauf niederließ, in der Mundöffnung verschwindet[2])."

Die nackten Flossenschnecken, Pteropoda gymnosomata (Opisthobranchiata) sollen ihre Beute (beschalte Flossenschnecken — Pterop. thecosomata) gleichfalls mit Fäden von Schleim fangen, den sie durch Hautdrüsen abscheiden[3]).

C. Ösophagus und Kropf; der verdauende Saft.

Mit dem Namen Ösophagus pflegt man in der Regel den Teil des Darmrohres zu bezeichnen, der vom Pharynx bis zu derjenigen Erweiterung des Mitteldarms führt, welche die Ausführungsgänge der Mitteldarmdrüse aufnimmt und welche „Magen" genannt wird. Der Ösophagus läuft in gerader Richtung[4]) nach hinten, nimmt, wenn vorhanden, die Ausführgänge der Ösophagusdrüsen (siehe weiter oben) auf und erweitert sich dann oft zu einem Kropf oder Proventriculus. Bei denjenigen Formen, für die Angaben vorliegen, trifft im Kropfe die Nahrung erstmalig auf den, aus der Mitteldarmdrüse stammenden Saft, und dürfte hier zur Verdauung eine Zeitlang verweilen. Bei den Landpulmonaten (z. B. Helix), bei denen die kräftigen amylolytischen Fermente der Speicheldrüse sich schon während des Raspelaktes durch die Radula, der Nahrung beimengen, ist der Kropf mit keinerlei Hartgebilden versehen. Anders bei den Aplysinen, deren Speicheldrüsen klein, „fast atrophisch" sind (Bottazzi). Hier finden wir einen Kropf und zwei aufeinanderfolgende Ösophaguserweiterungen, Kaumägen, mit hornartigen (chitinösen) Zähnen, die das Mitteldarmdrüsenferment mit den gefressenen Algenblättern gehörig durcheinanderzukneten berufen sind. Der erste der beiden Kaumägen enthält starke dicke Zähne, im zweiten kleineren, der dem ersten unmittelbar ansitzt, sind sie dünn und spitz. Die kräftige Muskularis (innen longitudinal, außen zirkulär) verleiht Ösophagus, Kropf und Kaumägen eine ausgiebige Peristaltik, durch welche die Nahrung in diesen Kaumägen wohl auch noch weitergehende Zerkleinerung erfährt[5]).

[1]) Dubois, Raphael, C. R. Soc. Biol. T. 55, 1903, p. 81. Siehe aber auch Roaf, H. E. und Nierenstein, Journ. Physiol. London Vol. 36; VII. internat. Physiol.-Kongr. Heidelberg 1907 und Diskussion von Dubois, C. R. Soc. Biol. 1907, 2, T. 63, p. 636; Roaf und Nierenstein, ibid. p. 773.

[2]) Simroth, H., Verh. V. internat. Zoologenkongr. Berlin 1901, S.-A. S. 5.

[3]) Schiemenz nach Simroth siehe Biedermann, Handb.

[4]) Vorn kann eine S-förmige Biegung vorhanden sein, um das Vorstoßen des Rüssels zu erlauben (z. B. Buccinum), siehe oben.

[5]) Bottazzi, Fil., Arch. ital. Biol. T. 28, 1897, p. 81.

Eine besondere Bedeutung gewinnt der Kaumagen bei den Bulliden, die gleichfalls zu den Tectibranchiaten gehören. Diese Schnecken nehmen, wie wir weiter oben schon hörten, ganze Muscheln in sich auf, zuweilen große, dickschalige Beuteobjekte (z. B. wird Corbula nucleus von Bulla aperta gefressen, siehe Johnstone, Einleitung in die Conchyliologie). Im Kaumagen dieser Bulliden finden sich nun neben drei kleineren (Amaudrut[1])), drei große, harte Zähne, die durch starke Muskulatur bewegt, offenbar die Schale der Beute zu zertrümmern berufen sind. —

Ehe wir nun die, auf die beschriebenen Gebilde folgende Erweiterung, den Magen und die in ihn mündende Mitteldarmdrüse uns ansehen, wollen wir den Saft kennen lernen, der, der Mitteldarmdrüse entstammend, im Kropf (und in den Kaumägen) seine Wirkung entfaltet.

Der verdauende Saft.

Über die Wirkung des, die Verdauungsorgane, insbesondere den Kropf der Schnecken erfüllenden Saftes, sind wir nur bei wenig Arten unterrichtet, hauptsächlich bei Landpulmonaten (Helix pomatia) und Aplysia. Zwischen beiden Arten machen sich bezüglich des in Frage stehenden Sekrets einige Unterschiede geltend.

Allgemeines über den Saft.

a) Helix pomatia[2]). Der den Kropf erfüllende Saft „besteht immer aus einer braunen, klaren, etwas zähen Flüssigkeit, deren Menge ganz wesentlich von dem Ernährungszustande des Tieres abhängt". Derart nämlich, daß der, nach reichlicher Mahlzeit (meist innerhalb 24 Stunden) wieder von der Nahrung entleerte Kropf viel dünnflüssigen Saft, im Hunger aber weniger und zähflüssigeren Saft beherbergt. Der Saft ist, wie bei den meisten Wirbellosen, sehr reich an Eiweiß, das durch Erhitzen, Alkohol und freie Säure gefällt werden kann.

„Alkohol im Überschuß zugesetzt, erzeugt einen voluminösen Niederschlag, der sich im Wasser auch dann noch zum größten Teil auflöst, wenn er einige Tage unter Alkohol stehen blieb. Man erhält so eine trübe, bräunliche Flüssigkeit, welche sich auf Zusatz von etwas Kalilauge sofort klärt und deutliche (violette) Biuretreaktion gibt. Das klare braune Filtrat gibt mit Essigsäure schwach angesäuert, einen ziemlich reichlichen, flockigen Niederschlag, der sich im Überschuß der Säure nicht löst, dagegen in Alkalilauge leicht löslich erscheint. Die Lösung gibt Biuretreaktion, ebenso auch das Filtrat vom Essigsäureniederschlag, welches sich beim Kochen trübt" (Biedermann und Moritz S. 246).

Der in reinem Saft mit Essigsäure erzielte Niederschlag verschwindet im Überschusse der Säure ebensowenig, und nimmt stark zu, wenn man das Gemisch — besonders nach Kochsalzzusatz — kocht. „Selbst ziemlich stark verdünnter Saft gesteht darum fast vollkommen zu einer breiigen Masse." Das Filtrat aber gibt mit viel Alkohol nochmals eine Trübung. Alle anderen untersuchten Säuren (Salz-, Salpeter-, Salycilsäure) üben analoge Fällwirkung auf den Schneckensaft aus. Der Niederschlag erweist sich stets als Eiweiß.

Reaktion des Darmsaftes. Untersucht man während des Sommers den flüssigen Inhalt des Kropfes von Helix mit blauem Lackmuspapier, so wird man eine schwache, aber deutliche saure Reaktion stets

[1]) Amaudrut, Ann. Sc. nat. Zool. T. 7, 1898, p. 1.
[2]) Biedermann, W. und P. Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 73, 1898, S. 219.

nachweisen[1]). Füttert man aber ein Tier mit Mehl (Biedermann und Moritz), dem blaues Lackmuspulver zugesetzt wurde, so ergibt sich, daß Rötung nur vom Kropf bis zum Magen (Mündung der Mitteldarmdrüse) eintritt. Jenseits dieser Stelle herrscht ausgesprochene alkalische Reaktion vor. Im Winter, d. h. nach Eindeckelung der Schnecken findet Yung im Kropf meist neutrale Reaktion, überall anders in den Verdauungsorganen soll saure Reaktion herrschen. Ist schon nach alledem an das Vorhandensein einer irgendwie physiologisch bedeutsamen Säure kaum zu denken, so zeigt die Bläuung roten Lackmoids durch den Kropfinhalt, daß von einer freien Säure keine Rede sein kann. Auch Cochenille indiziert alkalische Reaktion des Kropfinhalts. Wir haben hier ein Verhalten, das demjenigen ähnelt, das wir bei Krebsen und Insekten (Mehlwurm) kennen lernen werden, und das im allgemeinen durch alkalische Reaktion des Saftes, in Verbindung mit dem Vorhandensein eines sauren (meist phosphorsauren) Salzes, zu erklären ist. Bei Helix nun, konnten Biedermann und Moritz kaum Phosphate finden, so daß die Dinge hier anders als bei Krebsen und Mehlwürmern liegen müssen. Auch Magnesium fehlt dem Saft fast völlig, der hingegen reich an Kalk ist.

Läßt man den Kropfinhalt von Helix (im Brütschrank) längere Zeit, ohne Zusatz antiseptischer Mittel stehen, so fault der Saft nicht, aber es tritt bald ausgesprochen saure Reaktion auf, verursacht durch Milchsäure, die durch Vergärung der im Safte reichlich vorhandenen Kohlehydrate entsteht. Durch Zusatz gärungshindernder Mittel kann man diese Säuerung vermeiden[2]).

b) Opisthobranchiata (Aplysia limacina). Nach Bottazzi[3]) ist der filtrierte Inhalt der verschiedenen Erweiterungen des Vorderdarms von Aplysia eine Flüssigkeit von grünlich-gelber Farbe und ausgesprochen saurer Reaktion; doch läßt sich auch hier freie Säure nicht nachweisen. (Nach Röhmann[4]) soll es sich auch bei Aplysia nur um schwach saure Reaktion auf Lackmus handeln.) Der Saft ist nach Röhmann klar, und enthält im Gegensatze zu demjenigen von Helix nur geringe Mengen Eiweiß und keinen Zucker.

Auch dieses Sekret fault, bei 25—27 °, mehr als eine Woche lang aufbewahrt, nicht. Im Gegensatze aber zu Helix soll die fäulniswidrige Substanz, gleichfalls sauren Charakters, nicht erst im (gärenden) Aplysiensaft entstehen, sondern ein normaler Bestandteil von ihm sein. Bottazzi glaubt bei Aplysia den Körper, dem sowohl die saure Reaktion als der Fäulnisschutz zuzuschreiben ist, gefunden zu haben. Bottazzi fand nämlich in der, den Saft sezernierenden Mitteldarmdrüse, einen pentosanähnlichen Körper, der beim Spalten Rhamnose gibt, sich aber doch in vieler Beziehung anders verhalten soll als das Pentosan der Futterpflanze Ulva lactuca. Er glaubt, es handle sich um ein Oxydationsprodukt des Ulvenpentosans, das in der Mitteldarmdrüse selbst entstünde und nennt es

---

[1]) Bernard, Claude, Ann. Sc. nat. (3) T. 19, p. 331; Barfurth, Dietrich, Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, S. 269; Yung, Emile, Mém. cour. Mém. Savants étrang. Acad. Belgique T. 49, 1888 (Contribution à l'histoire physiologique de l'escargot Helix pomatia); Biedermann und Moritz, l. c. S. 244 f.

[2]) Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1.

[3]) Bottazzi, Fil., Arch. ital. Biol. T. 35, 1901, p. 317. Lo Sperimentale Ann. 55, 1901, p. 75.

[4]) Röhmann, F., Festschr. 60. Geburtstg. E. Salkowski. Berlin, A. Hirschwald, 1904, S. 323.

„Acide pentosique". Diesem sauren Körper seien nun bestimmte Fällungsreaktionen des Sekrets zuzuschreiben, die bei Helix kein Analogon haben: Fällung durch Alkali (Kalilauge). Diese ganze Auffassung ist nicht unwidersprochen geblieben. Röhmann, der ja schon die stark saure Reaktion in Abrede stellt, hält die Pentosesäure für reines unverändertes Pentosan, identisch mit demjenigen von Ulva lactuca. Die Resultate Bottazzis lassen sich nach ihm auf Versuchsfehler zurückführen, die Fällbarkeit durch Alkali aber auf das Vorhandensein von Ca- und Mg-Verbindungen (l. c. S. 334).

Die **Wirkung** des Darmsaftes bei Schnecken.

1. Die auf Stärke und Rohrzucker wirkenden Fermente. a) Pulmonaten (hauptsächlich Helix). Mehrere Autoren machen über das Vorhandensein einer Amylase positive Angaben[1]). Das Ferment ist nach Yung im Winter wie im Sommer nachzuweisen, in der Kälte (+ 2° C) aber wird es unwirksam. Um Speichelferment handelt es sich nicht, da es sich auch im Extrakt der Mitteldarmdrüse nachweisen läßt (Helix, Arion empiricorum).

Biedermann und Moritz[2]) (S. 249) verdanken wir die genauesten Untersuchungen. Sie benutzen den Saft von Tieren, die mindestens 24 Stunden lang gehungert hatten. Dann zeigt sich der Saft fast stets zuckerfrei. Zu je 20 ccm Stärkekleister (1,0 Stärke auf 100 ccm H_2O) wurden 0,5 ccm (oder 0,2 ccm) unverdünnten Saftes gegeben. Schon nach 15 Minuten zeigte sich Klärung in der opalisierenden Stärkelösung (Zimmertemperatur). Der weitere Verlauf der Hydrolyse wurde durch den positiven Ausfall der Erythrodextrin-, Trommerschen- sowie der Phenylhydrazinprobe festgestellt.

Wesentlich widerstandsfähiger als Stärkekleister, erwiesen sich naturgemäß Stärkekörner (Yung S. 54; Biedermann und Moritz S. 256): Weizenstärkekörner werden mit einem Tropfen unverdünnten Saftes auf dem Objektträger in feuchter Kammer bei 30° C gehalten. Nach 24 Stunden sind die Körner völlig aufgelöst, nachdem sie vorher in charakteristischer Weise „korrodiert" worden waren.

Eine Invertase (Invertin) bereitet aus Rohrzucker innerhalb 15 Minuten reduzierende Zuckerarten.

b) Ganz ähnlich dürften die Dinge bei Aplysia liegen. F. Bottazzi[3]) wies die Zuckerbildung aus Stärke durch Aplysiensaft nach, auch sah er in Ulvenblättern, die er dem Sekrete ausgesetzt hatte, das Verschwinden der Stärkekörner. Die Wirkung ist sehr energisch. Nach Röhmann[4]) entspricht die Intensität der, in einer Drüse enthaltenen Fermentmenge (durch Extraktion gewonnen) „etwa der Wirkung von 5—10 ccm normalen menschlichen Speichels, ist also durchaus nicht unbedeutend" (S. 327).

c) Bei dem Prosobranchier Sycotypus wurde Amylase und Invertase im Sekret der Mitteldarmdrüse nachgewiesen[5]).

---

[1]) Frederieq, L., Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391 (Arion empiric.); Krukenberg, Unters. Heilb. physiol. Institut Bd. 2, 1878, S. 75; Yung, l. c. p. 52; Levy, Max, Zeitschr. Biol. Bd. 27, 1890, p. 398.

[2]) Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 73, 1898, S. 219.

[3]) Bottazzi, Fil., Arch. ital. Biol. T. 35, p. 322.

[4]) Röhmann, F., Festschr. 60. Geburtstg. E. Salkowski. Berlin, A. Hirschwald 1904, S. 323. Siehe auch Physiol. Zentralbl. Bd. 13, 1899, S. 455.

[5]) Mendel, L. B. und H. C. Bradley, Amer. Journ. Physiol. Vol. 13, 1905, p. 17.

2. Cytase. Levy[1]) hat zuerst, aber erfolglos versucht, Zellulose und zwar aschenfreies Filtrierpapier, durch den Extrakt der Mitteldarmdrüse von Helix zur Lösung zu bringen. Verfütterte er das Papier, so erschien es unverändert in den Fäces. „Zellulose wird also jedenfalls nicht assimiliert", schloß er.

Biedermann und Moritz (Arch. ges. Physiol. Bd. 73) konnten hingegen eine Cytase nachweisen, die Fließpapierzellulose gegenüber allerdings unwirksam ist. Anders verhalten sich die Membranen junger Parenchymzellen und sog. Reservezellulose, d. h. die meist verdickten Membranen der reservestoffführenden Endospermzellen.

Schnitte vom Endosperm der Gramineen (Weizen, Mais, Roggen, Reis) werden in einem Tropfen Helixsaft auf dem Objektträger mikroskopisch untersucht. Festgestellt wurde „erstlich die rasche Lösung der Zellmembran, welche stets erfolgt, bevor die eingeschlossenen Stärkekörner überhaupt nur merklich angegriffen werden, und dann das Zurückbleiben eines ziemlich weitmaschigen Netzwerkes, in welchem offenbar die Stärkekörner eingebettet lagen". (Plasmanetz) (l. c. Bd. 73, S. 251). Gleiche Wirkung wurde von den Autoren erzielt, wenn sie der Fermentwirkung aussetzten: Endosperm von Datteln, Steinnuß (Phytelephas macrocarpa), von Kaffeebohnen, Lupinensamen, sowie die aus „Amyloid" bestehende Verdickungsschicht der Endospermzellen von Tropäolum. Im Gegensatz zu den Vorgängen beim Keimungsprozeß (und der Auflösung des Endosperms durch die Cytase des Flußkrebses) wird das dünne primäre Zellulosehäutchen, das die Zellen voneinander trennt, zuerst aufgelöst, dann fällt auch die Reservezellulose (die Verdickung der ursprünglichen Zellmembran) der Cytase zum Opfer. Alle kutikularisierten und verholzten (inkrustierten) Teile der Pflanzenmembranen (Gefäßbündel etc.) widerstehen hingegen der Auflösung. Das gilt auch für Baumwollfasern und Fließpapier, auch dann noch, wenn z. B. letzteres mehrere Tage lang mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure, hernach mit Natronlauge behandelt worden ist.

Die Wirkung unserer Cytase ist an keine bestimmte Reaktion gebunden, doch wird sie durch Alkalizusatz etwas beeinträchtigt, nicht aber durch derartig geringe Mengen Essigsäure, die eben noch keine Eiweißfällung im Verdauungssaft hervorrufen.

Extrakte der Mitteldarmdrüse lösen Zellulose nicht auf.

Die Produkte der beschriebenen Zelluloseverdauung entsprechen durchaus denjenigen hydrolytischer Spaltung der gleichen Substanz (Glykose, Galaktose, Mannose, Pentose)[2]).

Bei Aplysia findet Enriques[3]) gleichfalls eine Cytase im Magensaft (S. 325).

3. Folgende weiteren Kohlehydrate vermag der Verdauungssaft der Schnecken zu lösen.

Maltose[4]) (Helix), Lactose[5]) (Helix), höhere Hexosen („Polyosen" z. B. die Hexotriosen: Raffinose[5]), Manninotriose, dann Stachyose — Helix)[6]).

---

[1]) Levy, Zeitschr. Biol. Bd. 27, 1890, S. 398.

[2]) Bestätigung des Nachweises einer Cytase durch Pacaut und Vigier, Arch. Anat. micr. Paris T. 8, 1906, p. 425. Zelluloselösung wurde auch von mir häufig beobachtet.

[3]) Enriques, P., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281.

[4]) Giaja und Gompel, C. R. Soc. Biol. Paris T. 62, 1907, p. 1198.

[5]) Bierry und Giaja, C. R. Soc. Biol. T. 61, 1906.

[6]) Bierry, H., C. R. Acad. Sc. Paris T. 152, 1911, p. 465 und p. 904.

Pentosen[1]): Seillière findet bei Helix, Limax, Arion und Litorina im Sekret der Mitteldarmdrüse (bei Helix auch im Speichel, s. oben), ein Ferment, welches Xylan so spaltet, daß Pentosen entstehen, daneben nur geringe Mengen Hexosen. Der zuckerfreie Saft von Hungertieren wird mit stärkefreiem Holzmehl (Buche) 24 Stunden lang bei 38° belassen. Mit Phenylhydrazinprobe und Furfurolreaktion werden Pentosen (wohl Xylose) nachgewiesen. Das Ferment trägt den Namen Xylanase.

Solch ein Ferment, das Pentosen zu spalten imstande wäre, scheint dem Verdauungssaft von Aplysia limacina zu fehlen. Ulva lactuca, die Futteralge von Aplysia, enthält ein Pentosan, das Röhmann[2]) als Rhamnosan (bei der Hydrolyse Rhamnose bildend) erkannte. Der Verdauungssaft von Aplysia ist nicht imstande, wenn man ihn auf Rhamnosan einwirken läßt, aus diesem Stoffe eine reduzierende Substanz abzuspalten (Röhmann, Bottazzi)[3]). Daß Röhmann meint (das genannte) Pentosan unverändert in der Mitteldarmdrüse (dem Absorptionsorgan) zu finden, und Bottazzi glaubt, es habe ein Oxydationsprozeß an diesem Körper stattgefunden (Pentosesäure), hörten wir. Wenn Röhmann recht hat, so wäre dies ein weiterer Beweis für das Fehlen einer „Pentosanase" bei Aplysia.

4. Lipase. Hatte Yung[4]) (S. 70) und Levy[5]) (S. 411) gefunden, daß der Verdauungssaft der Weinbergschnecke, innerhalb 2—3 Stunden, Fett zu emulgieren vermag, so zeigten Biedermann und Moritz[6]) für Helix und Mendel und Bradley[7]) für den Prosobranchier Sycotypus, daß es sich um eine wirkliche Spaltung des Fettes handle, um Bildung freier Fettsäure.

Beide letztgenannten Autorenpaare bedienten sich der Milch, welche Mendel und Bradley mit Extrakten der Mitteldarmdrüse, Biedermann und Moritz mit dem reinen Sekret ansetzten: Milch mit dem Saft von Helix 12 Stunden lang bei 30° verdaut, ergibt einen sauer reagierenden dicklichen Brei, in welchem unter dem Mikroskop keine Fettkügelchen, sondern nur mehr körniger Detritus zu sehen ist, der sich mit Osmiumsäure nicht schwärzt. Mit Äther ausgeschüttelt, mit Lauge verseift, bildet das Verdauungsprodukt eine trübe Lösung oder eine gelatineartige Seife, aus der nach Verjagen des Äthers und Auflösung in Wasser, die Fettsäure durch Salzsäure wieder gefällt werden kann (B. und M.).

Mendel und Bradley begnügen sich mit dem Nachweise der eintretenden sauren Reaktion in Lackmusmilch, innerhalb 3 Stunden (Sycotypus canaliculatus).

Bei Helix soll die Lipase im Januar und Februar nicht nachzuweisen sein (Levy).

5. Die Eiweißverdauung bei den Schnecken.

---

[1]) Seillière, Gaston, C. R. Soc. Biol. Paris T. 58, 1905, p. 409, T. 59, p. 409; T. 63, 1907, p. 616; C. R. Acad. Sc. Paris T. 141, 1905, p. 1048.

[2]) Röhmann, F., Festschr. 60. Geb. E. Salkowski. Berlin, Hirschwald 1904, S. 323.

[3]) Bottazzi, Arch. ital. Biol. T. 35, p. 322.

[4]) Yung, E., Mém. couronn. Mém. Sav. étrang. Acad. Belgique T. 49, 1888,

[5]) Levy, Max, Zeitschr. Biol. Bd. 27, 1890, S. 339.

[6]) Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1.

[7]) Mendel und Bradley, Amer. Journ. Physiol. Vol. 13, 1905, p. 17.

a) Die Eiweißverdauung bei den Pulmonaten. Enthält der verdauende Saft der Pulmonaten eine Protease?

In der älteren Literatur finden sich Angaben, die auf das Vorhandensein einer Protease im Verdauungssaft von Pulmonaten hinzuweisen scheinen. Fredericq[1]) findet, daß der Saft, den man dem Darm eines Arion rufus L. (= A. empiricorum Fér) entnimmt, Fibrin sehr langsam, nach etwa 24 Stunden zu verdauen imstande sei; schneller, wenn man den Saft mit Na_2CO_3 versetzt, gar nicht, wenn man ihn ansäuert.

Abgesehen von einigen Angaben Krukenbergs[2]) über „Helicopepsin" und Pepsin-Trypsingemische bei Limaciden, die wir füglich übergehen dürfen, stellten Barfurth[3]), Levy, l. c. und Yung, l. c. Versuche über die uns beschäftigende Frage an, leider alle in den Spuren Krukenbergs. Alle diese Autoren stellen Extrakte der Mitteldarmdrüse von Pulmonaten her, denen sie sehr beträchtliche Mengen Salzsäure zusetzen müssen, um „peptische" Wirkungen nachzuweisen, Salzsäuremengen, die, nach dem, was wir mit Sicherheit wissen, längst alles Fällbare und damit alle Fermente aus den Säften ausfällen.

Dem Drüsenextrakt von Arion muß Barfurth Salzsäure von mindestens 0,05—0,075% beigeben, um aus dem zugesetzten Fibrin Pepton herzustellen. Ob das Fibrin wirklich gelöst wird, gibt Barfurth nicht an, nur die Tatsache, daß Pepton nachzuweisen sei. Reiner Extrakt war unwirksam. Levy[4]) setzt „reines Fibrin der Wirkung von 10 ccm Salzsäure von 0,2% aus, der etwas „Fermentlösung" (also natürlicher Saft) zugefügt wurde. Zwei Tage lang bei 37—40° gehalten, löste das Gemisch das Fibrin auf und durch Neutralisation erhielt man einen Niederschlag. Yung[5]) (S. 70) wendet gar eine Konzentration von 1% HCl an, um gekochtes Eierklar zu verdauen, aber erst bei Erwärmung auf 38° tritt innerhalb 12 Stunden Zerfall des Eiweißes ein. „Hätte Yung," sagen Biedermann und Moritz, „diesen Versuch ohne Leberextrakt unter sonst gleichen Bedingungen wiederholt, so würde er . . . sich überzeugt haben, daß eine so starke HCl an sich schon dieselben Veränderungen herbeizuführen vermag" (Arch. ges. Physiol. Bd. 75 S. 39).

Neben diesen abzulehnenden Versuchen fand Yung, daß reiner Saft von Arion und Helix frisches Kaninchenfleisch, rohes Fibrin, Krebsmuskelstücke aber auch in gekochtem Zustande, in verschiedenen Zeiträumen zu verändern und zu lösen vermag, besonders dann, wenn der Saft verdauenden Tieren entnommen wurde.

Angesichts dieser höchst widerspruchsvollen Resultate ist die klärende Bedeutung der Arbeit von Biedermann und Moritz (Arch. ges. Physiol. Bd. 73 und Bd. 75) auch für diese Frage nicht hoch genug anzuschlagen. Beiden Forschern fiel bei Gelegenheit ihrer Untersuchungen über die Schneckencytase (Bd. 73) auf, daß in Pflanzenzellen, die sie der Einwirkung reinen Verdauungssaftes aussetzten, sie unter dem Mikroskop beobachtend, die Eiweißkörper nicht gelöst wurden, wie lange man den Versuch auch ausdehnte (z. B. Reserveeiweiß = Aleuron der Kleberzellen des Weizens, Plasmaschläuche, Chlorophyllkörner von Salatblättern

[1]) Fredericq, L., Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391.
[2]) Krukenberg, F. W., Unters. physiol. Inst. Heidelberg Bd. 2, 1879, Heft 1 und 4 (auch Bd. 1, 1878, Heft 4).
[3]) Barfurth, Dietrich, Arch. mikr. Anat. Bd. 22, 1883, S. 473 (auf S. 486).
[4]) l. c. Zeitschr. Biol. Bd. 27, 1890, S. 339.
[5]) l. c. Mém. couronn. Mém. Sav. étrang. Acad. Belgique T. 49.

Bd. 75, S. 47). Alles andere: Zellulose, Stärke etc. wird hingegen gelöst. Behandelte man hingegen das Präparat mit dem Darmsaft einer Raupe, so zerfielen auch die eiweißartigen Bestandteile der Zelle [1]): es lag nicht an ihnen, daß der Schneckensaft sie nicht zu verdauen vermochte.

Helix, Arion und Limax besitzen einen Verdauungssaft, der mit frischem, gut ausgewaschenem Fibrin, bei 30°, im Reagenzglas, oder auf dem Objektträger unter Deckglas, tagelang gehalten, den Eiweißkörper gar nicht verändert. Verschiedene Jahreszeit, (geringer) Säure- oder Alkalizusatz [2]) bleiben ohne Einfluß auf dieses Resultat. Nicht besser waren die Erfolge, wenn statt des Fibrins Pflanzenkleber oder rohe Muskelfasern gewählt wurden, oder wenn man gelegentlich die fäulnishindernden Mittel wegließ. Auch die sich dann, wie wir hörten, stets bildende Milchsäure bedingte nicht das Einsetzen irgendwelcher Proteolyse. Bei alledem ist es ganz gleichgültig, ob man den Saft hungernden oder verdauenden Schnecken entnimmt, oder ob man Extrakte der Mitteldarmdrüse verwertet. (Drüsen von Hungertieren und solchen in den verschiedensten Stadien der Verdauung (S. 55) [3]).

Nachuntersucher haben die Angaben von Biedermann und Moritz nur bestätigen können: Pacaut und Vigier [4]) (S. 623) fanden, daß der Verdauungssaft sowohl eingedeckelter als gefütterter Schnecken, so gut wie der Extrakt ihrer Mitteldarmdrüse, auf Krebsmuskeln, Eiereiweiß und Gelatine innerhalb 24 Stunden, mit und ohne Säurezusatz unwirksam sei. In Anlehnung an die Versuche Pawlows überzeugten sich beide Forscher, daß auch keine Proprotease vorhanden sei, die sich mit Enterokinase von Schweinen oder durch Mazerationen von den Speicheldrüsen, oder Extrakten aus dem Darm der Schnecke aktivieren lasse. Ohne Kenntnis von dieser Arbeit zu haben, unternahm ich selbst einige analoge Versuche, sei es mit „Aktivierung" von Saft durch Extrakte der Mitteldarmdrüse, sei es mit frischem Saft hungernder oder reichlich gefütterter Tiere, auch mit (Säure und) Alkalizusatz, endlich mit Extrakten allein: ohne daß ich, auch nach vielen Tagen, je Auflösung des Fibrins gesehen hätte [5]). Seitdem habe ich die Versuche mit frischem Helixsaft in Vorlesung und Kurs oft wiederholt und nur in einem einzigen Falle fand ich, nachdem das Fibrin mehrere Tage im Schneckensaft gestanden hatte (unter einwandfreien Bedingungen), die Flocke zerfallen, wenn auch nicht völlig aufgelöst. Wir werden auf den folgenden Seiten von dem möglichen Vorhandensein intrazellulärer Proteasen in der Mitteldarmdrüse hören: Möglich, daß unter (vielleicht abnormen) Umständen, kleine Mengen dieses Ferments in den sezernierten Saft gelangen. Daraus mag sich vielleicht eine Erklärung der anscheinend positiven Resultate Fredericqs und Yungs (mit reinem Verdauungssaft) ergeben. Dem sei wie ihm wolle, derartig gelegentliches, sehr seltenes Vorkommen von

[1]) Eine Kombination beider Säfte verschont nur Cutieula und Gefäßbündel der Blätter.

[2]) Bei Alkalizusatz hatte aueh Levy keine Fibrinlösung erhalten.

[3]) Mit Obigem erledigt sieh eine Kritik von P. Enriques (Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281), dessen Erfahrungen an Aplysia uns noeh beschäftigen werden. Er führt die negativen Resultate darauf zurück, daß B. und M. nur mit dem Saft von Hungertieren gearbeitet hätten: Die Protease werde erst während der Verdauung sezerniert. Unser kurzer Auszug aus B. und M.'s ausführliehen Angaben zeigt, daß Enriques sieh irrt. Ieh selbst habe die Angaben von B. und M. sehr oft nachgeprüft, bei Sehneeken, die 2—3 Woehen dauernd gefüttert waren. Extrakte und reiner Saft waren so gut wie immer unwirksam auf Eiweiß.

[4]) Paeaut, M. und P. Vigier, Areh. Anat. mier. Paris T. 8, 1906, p. 425.

[5]) Jordan, H., Biol. Zentralbl. Bd. 27, 1907, S. 375.

Proteasespuren, kommt für die Beurteilung des Verdauungsvorganges von seiten des im Kropfe befindlichen Sekrets nicht in Betracht.

„Wir müssen es daher nach wie vor für eine sicher feststehende Tatsache halten, daß dem frischen, unvermischten Sekret der Leber, sowie es in den Magen ergossen wird, eine eiweißverdauende Wirkung in merklichem Grade nicht zukommt" (Biedermann und Moritz).

b) Bei gewissen Prosobranchiern (Sycotypus canaliculatus)[1]) hörten wir von einem eiweißverdauenden Ferment der Speicheldrüsen, durch dessen Wirkung z. B. Tryptophan entsteht (nach 48 Stunden nachgewiesen). Hingegen erwiesen sich Extrakte von Mitteldarmdrüse, Darm, Ösophagus, Magen und deren wechselseitige Mischungen (etwaige Aktivierung), gegenüber Fibrin, als durchaus unwirksam. Reiner Magensaft löst Fibrin nicht, wohl aber in geringem Grade Gelatine. Möglich, daß etwas Speichel in den Magen gelangt war.

c) Angaben über Eiweißverdauung bei anderen Schneckengruppen.

Aplysia. Es ist möglich, daß bei Aplysia eine Protease im Verdauungssaft selbst vorkommt, ganz entscheidend sind die Versuche, die ihre Existenz beweisen, wohl nicht. Bottazzi[2]) fand (S. 322) im Mageninhalte das Chlorophyll der gefressenen Ulven aus den Chloroplasten befreit, in Form unregelmäßiger Granulationen, und schloß, es müsse eine Protease vorhanden sein, die das Zellplasma und die Eiweißkörper der Chloroplasten zu lösen imstande sei, das Chlorophyll dergestalt befreiend. Enriques[3]) bestätigte die, Bottazzis Meinung zugrunde liegende Beobachtung: Er sah nicht selten die Zerstörung von Chloroplasten und die Bildung jener feinen Chlorophyllgranula, wenn auch andererseits die nur wenig entfärbten Chloroplasten zum großen Teil unzerstört im Darminhalte angetroffen werden. Er meint (S. 325), es werde eine Protease gebildet, die aber erst später als die Amylase und die Cytase ihre Tätigkeit entfalte; die noch unveränderten Chloroplasten seien daher im Stadium beobachtet worden, in welchem das Sekret wirksame Protease noch nicht enthielt. Diese letztere aber gibt sich, wenn vorhanden, deutlich zu erkennen, eben durch Befreiung des Chlorophylls aus den (verdauten) Chloroplasten. Häufige Bräunung des Chlorophylls deutet an, daß sehr oft eine Säure vorhanden ist (siehe oben). Im Sommer können alle Fermente und die Säure auch gleichzeitig vorhanden sein. Auf alle Fälle werden wir von Enriques selbst hören, daß mehr oder weniger unveränderte Chloroplasten noch in phagozytären Zellen der Mitteldarmdrüse nachzuweisen sind. Von einer sehr ausgiebigen Proteolyse dürfte also auch bei Aplysia keine Rede sein. Angaben über Versuche in vitro mit dem Verdauungssaft von Aplysia habe ich nicht finden können.

Mit einiger Wahrscheinlichkeit ist das Vorhandensein einer Protease in den Verdauungsorganen der Räuber im allgemeinen (siehe Sycotypus mit Protease im Speichel), der räuberischen Pulmonaten (Testacelliden) im besonderen anzunehmen. Diese Testacelliden sollen z. B. ganze Regenwürmer unzerkleinert verschlucken. Ohne Eiweißverdauung könnte die Nahrung dem Räuber nichts nützen, und Simroth[4]) beobachtet denn

[1]) Mendel, Lafayette, B. und Harold C. Bradley, Amer. Journ. Physiol. Vol. 13, 1905, p. 17.
[2]) Bottazzi, Fil., Arch. ital. Biol. T. 35, 1901, p. 317.
[3]) Enriques, Paolo, Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281.
[4]) Simroth, H., Ber. nat. Ges. Leipzig, Jahrg. 1899/1900, S. 41.

auch an solch einem gefressenen Regenwurm im Testacellidenmagen Veränderungen, die auf Verdauung schließen lassen. Gelegentlich seiner Untersuchungen über die Bedeutung des Säurespeichels bei Pleurobranchaea meckelii, fand Schulz[1]) im Darm dieser Tiere eine starke tryptische Protease (S. 260).

d) Wie findet bei den herbivoren Pulmonaten die Verdauung von Eiweiß statt.

An eine absolute Unfähigkeit, Eiweiß zu verdauen, ist auch bei den Arten, deren Verdauungssaft keine Protease enthält, nach den allgemeinen Ernährungsgesetzen nicht zu denken. In der Tat fanden Biedermann und Moritz (Arch. ges. Physiol. Bd. 75), daß verfüttertes Eiweiß von den Schnecken ausgenützt wird. Sie füttern hungernde Exemplare von Helix mit abgewogenen Mengen von gekochtem Hühnereiweiß. „Innerhalb 48 Stunden schieden dann die betreffenden Individuen rein weiße, fast nur aus kleinen, in Form und Größe den einzelnen Bissen entsprechenden Eiweißstückchen, bestehende Exkremente ab, welche ohne erheblichen Fehler als Eiweiß gewogen werden konnten" (S. 50). Diese Wägung ergab nun, daß der Gesamtkot etwa um $\frac{1}{3}$ weniger wog, als die verfütterten Mengen.

Flüssiges Eiweiß wird recht gut ausgenützt. Kleie, die mit Eierklar befeuchtet, verfüttert wurde, ergab einen Kot, dem durch Extraktion mit Wasser kein Eiweiß mehr zu entziehen war. Exakter hat neuerdings Hans Stübel[2]) (ein Schüler Biedermanns) den Nachweis einer Eiweißausnützung geführt: 1 g einer Mischung von Stärke und Eiereiweiß enthält 0,0095 g N (nach Kjeldahl) = 0,0595 g Eiweiß (ca. 6%). Der Kot enthält 0,0062 g N = 0,0385 g (= ca. 4%) Eiweiß. Es hat also eine Ausnützung (Differenz) von 0,0033 g N, also fast $\frac{1}{3}$ des verfütterten Eiweißes stattgefunden. (Nach reiner Stärkefütterung enthält der Kot 0,0028 g N entsprechend 0,0175 g Eiweiß = $1\frac{1}{3}$%.)

Auf der Suche nach einer Erklärung dieses offenkundigen Widerspruches machten Biedermann und Moritz folgende Versuche (Arch. ges. Physiol. Bd. 75, S. 56). Die herausgenommene Mitteldarmdrüse einer Helix zeigt die Erscheinungen der Autolyse: sie zerfällt teilweise, wenn man sie, vor Verdunsten geschützt, bei Brüttemperatur aufbewahrt, zu einem gelben Brei, der durch, auf Gärung beruhender Milchsäurebildung sich selbst vor Fäulnis schützt. Eine Protease muß also in der Drüse vorhanden sein; ja man kann sie noch auf anderem Wege zeigen: Die Drüse einer Helix wird aufgeschnitten und zwischen die beiden Schnittflächen ein Stück Fibrin gebracht, das dergestalt rings von angeschnittenem Drüsengewebe umgeben ist. Wird das Ganze nun einige Zeit auf 30 ° C gehalten, so wird das Fibrin weich, brüchig und zerfällt schließlich zu einem gelblichen Detritus.

Biedermann glaubte, daß zur Proteolyse bei den Schnecken ein unmittelbarer Kontakt der Eiweißsubstanz mit den lebenden Drüsenzellen notwendig sei. Es würde also nur der Teil des verfütterten Eierklars, der auf Grund der zu besprechenden Mechanik in die Gänge der Mitteldarmdrüse gelangt, zur Lösung kommen können, der Rest aber keinerlei Verdauungsprozeß unterliegen. Stübel[2]) hat noch weitere diesbezügliche Vermutungen

[1]) Schulz, Fr. N., Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 5, 1905, S. 206.
[2]) Stübel, Hans, Zentralbl. Physiol. Bd. 22, 1908, S. 525.

geäußert: Die normale Proteolyse könne durch Mikroorganismen herbeigeführt werden. Er konnte solche aber mit den üblichen bakteriologischen Methoden in hinreichenden Mengen nicht nachweisen. Er glaubt daher „mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit . . . ein sehr labiles . . . proteolytisches Enzym" annehmen zu müssen. Wir werden hören, daß Enriques und Brühel bei anderen Schnecken zeigen, daß die in die Drüse eindringenden Teile von den Zellen des Organs phagozytiert und intrazellulär verdaut werden [1]). Für Helix liegen keine Angaben vor. Da nun die beiden soeben mitgeteilten Resultate von Biedermann und Moritz, sowie meine Erfahrung von dem gelegentlichen Auftreten von Fermentspuren im Magensaft mit der Annahme einer intrazellulären Protease sich recht gut in Übereinstimmung bringen lassen, so scheint mir diese Hypothese wahrscheinlicher zu sein, als jene von einem „labilen" Enzym, von dem wir gar nichts wissen.

D. Allgemeines über die Mitteldarmdrüse.

Auf den Ösophagus mit seinem Kropf (und Kaumägen) folgt nun in der Regel eine Erweiterung, in welche die Ausführgänge der Mitteldarmdrüse münden, der Magen. Bei Aplysia lernen wir an Stelle eines „Magens" einen Blinddarm kennen, der, auf den zweiten Kaumagen folgend, hier die Drüsengänge aufnimmt. Die Art der Mündung der Mitteldarmdrüse bei den einzelnen Schneckenarten lernen wir erst kennen, wenn wir uns mit dem Vorgange des Eintritts der Nahrung in die Drüsengänge beschäftigen.

Die Mitteldarmdrüse ist wohl ursprünglich ein paariges Organ gewesen, ist es auch noch bei einigen Formen; bei den asymmetrischen Schnecken wird sie jedoch nur mehr paarig angelegt: die eine der Anlagen geht dann späterhin verloren (verkümmert oder verschwindet), oder aber beide Lappen der Drüse verschmelzen miteinander. Die Ausführgänge und Mündungen bleiben in der Regel paarig, können sich aber auch vermehren. Bei allen Arten, die uns beschäftigen werden, bildet das System von Blinddärmchen, dem wir den Namen Mitteldarmdrüse zu geben pflegen, durch „interstitielles" Bindegewebe, das die einzelnen Cöka untereinander verbindet, ein mehr oder weniger kompaktes, pigmentiertes Organ. Allein diese Darmdivertikel können auch vollkommen voneinander getrennt auftreten (bei Nudibranchiaten) und dann etwa als einzelne verzweigte Cöka durch die Leibeshöhle verlaufen. Bei den Aeolidiern gehen vom geraden, einfachen, blinddarmartigen Magen zahlreiche Seitenäste ab, die sich verzweigen (Fig. 129, 3). Die Zweige „sind gegen die Haut dieser Tiere ausgestreckt und ragen, von dieser umkleidet, als eine große Menge von keulenartigen Fortsätzen, Papillen oder Cerata genannt, nach außen hervor, wo sie die ganze Rückenseite bedecken."

Im Endabschnitte dieser Papillen befindet sich eine kleine sackartige Erweiterung des Lumens, das durch einen engen Kanal mit dem Darmdivertikel in Verbindung steht und welches eine Anzahl von Nesselkapseln beherbergt. Diese werden keineswegs daselbst gebildet, sondern stammen aus der Nahrung, die bei den Aeolidiern stets aus Cölenteraten besteht. Von den Zellen der Säckchen auf phagocytärem Wege aufgenommen und

[1]) Ähnliches auch bei Muscheln! Siehe Abschnitte Absorption, so bei Schnecken als bei Muscheln.

aufbewahrt, dienen sie dem Tiere als Verteidigungswaffe in ähnlicher Weise durch ihre Explosionsfähigkeit, wie dies bei den sie bildenden Cölenteraten der Fall gewesen wäre. (Die Nesseltaschen stehen durch je eine besondere, distale Öffnung, unmittelbar mit der Außenwelt in Verbindung). Daß sie wirklich aus der Nahrung stammen, wurde durch eine Reihe von Versuchen erwiesen.[1])

An den Magen setzt sich der Dünndarm an, der uns späterhin beschäftigen wird.

E. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

a) Pulmonaten. Wo wird sezerniert? Nach übereinstimmender Angabe aller Autoren ist das einzige Erzeugungsorgan für den Verdauungssaft der Schnecken die Mitteldarmdrüse. Der eigentliche Mitteldarm enthält neben offenbar indifferenten Wimperzellen lediglich Schleimdrüsenzellen (Biedermann und Moritz)[2]).

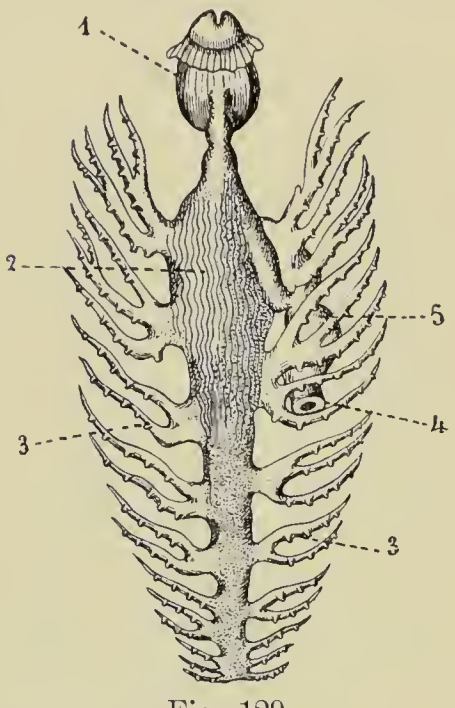


Fig. 129.

Darmsystem von Aeolis (nach Souleyet). 1 Pharynx, 2 Magen, 3 verästelte Mitteldarmdrüse, 4 After, 5 Enddarm (aus Lang-Hescheler).

Durch Extraktion konnte Yung[3]) (S. 46) beweisen, daß das Dünndarmepithel Fermente nicht enthält.

Die sezernierenden Zellen. Im Drüsenepithel selbst unterscheidet Barfurth[4]) dreierlei Zellarten, die er, wie folgt, benennt: 1. Fermentzellen, 2. Leberzellen, 3. Kalkzellen. Leber- und Kalkzellen, die wir als Absorptionsorgane und Reservestoffbehälter kennen lernen werden, beschäftigen uns später. Hier interessieren uns lediglich die „Fermentzellen", typische Granulazellen, deren Habitus Barfurth veranlaßte, ihnen die Sekretion des verdauenden Fermentes zuzuschreiben.

Diese Ferment- oder „Sekretzellen" (Biedermann und Moritz) sind „bauchige, länglich ovale, helle Gebilde, in deren Innerem runde oder unregelmäßig gestaltete, in den verschiedensten Nuancen gelb oder braun gefärbte Kugeln oder Klumpen liegen" (Biedermann und Moritz, Fig. 130 S). In Wasser, Glyzerin oder Säure sind sie nicht löslich, selbst konzentrierte Schwefelsäure greift sie kaum an, Osmiumsäure verändert sie weder an Form noch an Färbung. Alkalien bringen die Kugeln zum Zerfließen, wobei Flüssigkeitsblasen entstehen, welche den reifen „Sekretblasen" (Sekretvakuolen namentlich bei gefütterten Tieren), durchaus ähnlich sind. Nach alledem ist es sehr wahrscheinlich, daß jene „Kugeln oder Klumpen" als Vorstadien der Sekretion anzusehen sind, die sich, analog ihrem Ver-

[1]) Wright, T. S., Proc. R. physic. Soc. Edinburgh, 1858; Groswenor, G. H., Proc. R. Soc. London Vol. 72, 1903, p. 462; Spengel, J. W., Nat. Wochenschr. Bd. 19, 1904, S. 849; Abric, P., C. R. Soc. Biol. Paris T. 57, 1904, p. 7; C. R. Acad. Sc. Paris T. 139, 1904, p. 611.

[2]) Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1..

[3]) Yung, E., Mém. couronn. Mém. Sav. étrang. Acad. Belgique.

[4]) Barfurth, Dietrich, Arch. mikr. Anat. Bd. 22, 1883, S. 473; Zool. Anz. Bd. 3, 1880, S. 499.

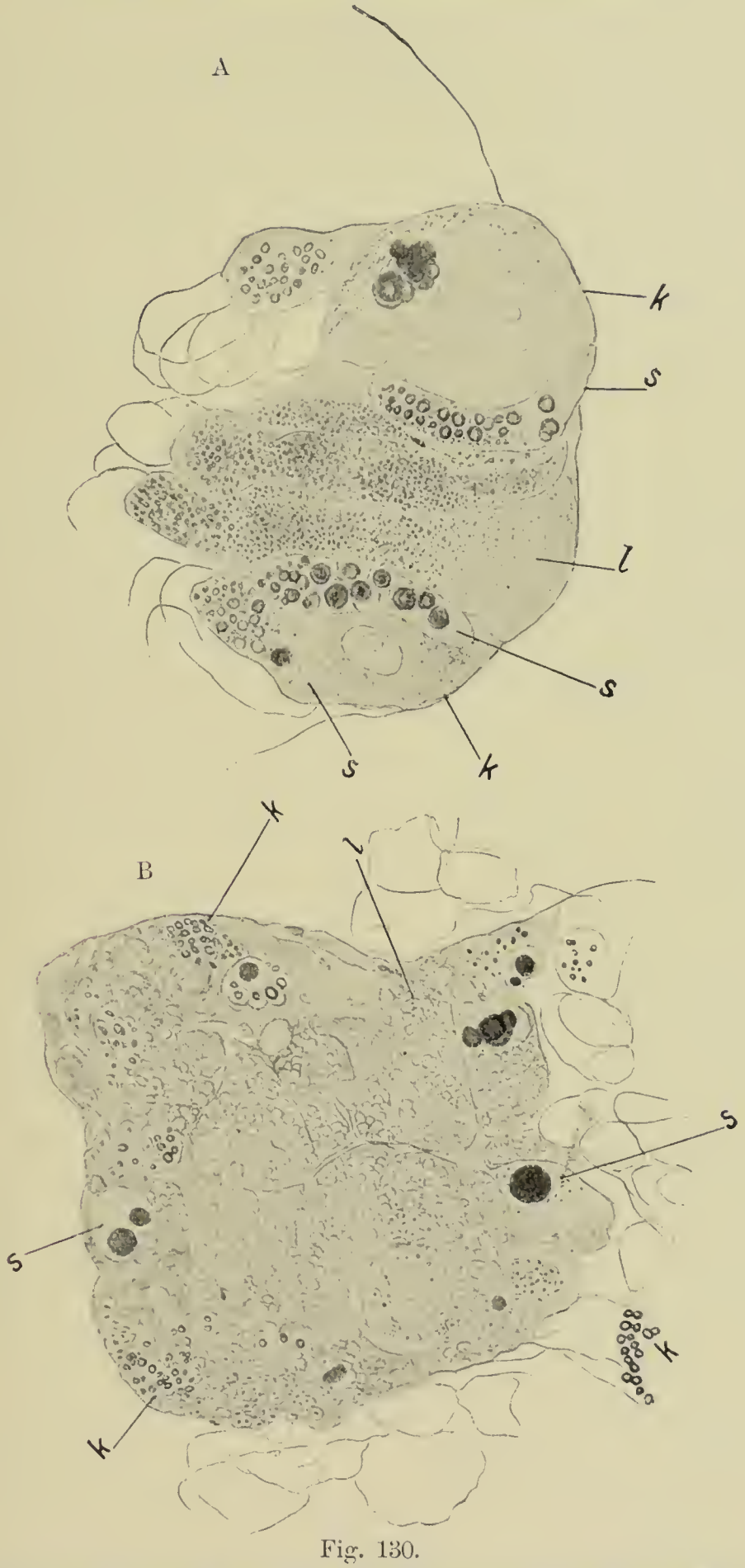


Fig. 130.

A Helix hortensis (Hungertier) Schnitt durch die Mitteldarmdrüse. l Resorptionszellen, k Kalkzellen ohne Kalkkörnchen, s junge Sekretzellen mit zahlreichen gelbbraunen Kugeln. B Helix hortensisa (Hungertier) Schnitt durch ein Läppchen der Mitteldarmdrüse, mit stark vakuolisierten Resorptionszellen (l); in den peripher gelegenen Kalkzellen (k) nur wenige schwarz gefärbte Fettringelchen (nach Biedermann und Moritz aus Biedermann). Siehe auch Fig. 136 und (reife Sekretzellen) Fig. 141.

halten bei obigen Versuchen, auch normalerweise in den Zellen zu Sekretblasen auflösen. In der Tat findet man — und zwar, wie schon angedeutet, bei gefütterten Tieren (2—8 Tage nach der Fütterung) — überall zahlreiche Sekretzellen, von denen jede eine große, mit einer klaren, gelben Flüssigkeit gefüllte ovale, oder mehr rundliche Blase umschließt, in deren Inneren eine oder zwei runde, ziemlich stark lichtbrechende Tropfen oder Kugeln von gleicher Farbe wie die umgebende Flüssigkeit liegen (Biedermann und Moritz).

Rechnet man zu alledem, daß die Menge der genannten Einschlüsse nach langem Hungern, wenn sich auch im Kropfe nur wenig Saft befindet, die Sekretion also nur in geringem Maße vor sich geht, über die Zahl der Sekretblasen überwiegt; und daß einige Tage nach Fütterung, wenn notorisch die Sekretion am lebhaftesten ist, das Verhältnis sich umkehrt: die Sekretblasen überwiegen[1]); bedenkt man endlich die Gleichheit der Farbe von Blaseninhalt und Verdauungssaft —: so wird man nicht zweifeln wollen, daß wir es hier mit den eigentlichen Fermentzellen zu tun haben, der beschriebene Prozeß aber ein Teil des Sekretionsaktes ist. Diese Auffassung wird sehr wesentlich durch einige Versuche von Cuénot[2]) unterstützt. Cuénot injiziert in die Leibeshöhle von Schnecken Lösungen von Säurefuchsin und Dahlia und findet diese Farbstoffe in den Fermentzellen und einer Zellart, die er von den anderen glaubt unterscheiden zu müssen, als „Cellules cyanophiles“ [3]). Die Vakuolen und Kugeln der Fermentzellen färben sich sehr lebhaft durch die aus und mit dem Blut, beim Sekretionsakte aufgenommenen Farbstoffe, und zwar färben sie sich lebhaft rot. Die Konkretionen der „cyanophilen“ Zellen nehmen hingegen intensiv blauviolette Färbung an. Resorptions- und Kalkzellen bleiben ungefärbt.

Leider gelangt Cuénot durch diese wohlgelungenen Versuche zu Ansichten, die nach unseren neuesten Erfahrungen nicht haltbar sind:

Er meint bewiesen zu haben, daß unsere Fermentzellen nichts anderes seien, als Exkretionszellen, die sich an der Saftsekretion nicht beteiligen, welch letztere vielmehr ausschließlich Aufgabe der zugleich absorbierenden „Leberzellen“ sei. Die Behauptung, daß Zellen, die künstlich dem Blut beigemischte Farbstoffe aufnehmen und nach außen abgeben (exzernieren), stets ausschließlich Exkretionszellen seien, wird beweislos als Axiom hingestellt. Und gerade dieses Axiom ist falsch. Sezernierende Zellen beladen sich geradesogut wie Exkretionszellen mit manchen dem Blute beigemengten fremden Substanzen und scheiden sie mit ihrem Sekret nach außen ab. Hierdurch mögen sie gelegentlich dem Organismus einen Reinigungsdienst leisten[4]) (das kümmert uns hier nicht), Hauptsache ist: sie sind und bleiben Sekretzellen, deren eigentliche Funktion die Bereitung des Fermentes ist. Das konnte ich mit Bestimmtheit für den Flußkrebs zeigen[5]);

[1]) Völlige Unterbrechung der Sekretion findet nach M. Weber auch im Winter nicht statt.

[2]) Cuénot, L., Arch. Biol. T. 62, 1892, p. 683; ibid. 1899, p. 49; Arch. Zool. expér. (3) T. 7, 1899, p. XXV.

[3]) Vielleicht ein Stadium der Fermentzellen? Sie wurden meines Wissens sonst von niemand gesehen. Sie scheinen sich, was den Chemismus betrifft, von den „Fermentzellen“ zu unterscheiden.

[4]) So geht nach Cuénot der Farbstoff, den die Mitteldarmdrüsenzellen absonderten, mit den Fäzes ab. Sie schließen sich — weil sie offenbar in fester Form in den Inhalt des Ausführganges gelangen — dem Strome an, der die Mitteldarmdrüse verläßt, um nach dem Enddarme und damit nach außen zu kommen („Drüsenkot“).

[5]) Jordan, H., Arch. ges. Physiol. Bd. 105, 1904, S. 365.

C. Saint-Hilaire gelang es, wie wir hörten, in die Leibeshöhle injizierte Farbstoffe in den Sekretionszellen der Säuredrüsen nachzuweisen, und neuerdings hat Steudel[1]) ganz analoge, aber durchaus abschließende Resultate z. B. bei Periplaneta erzielt: Alle Zellen des Mitteldarms, der Cöka und des „Dickdarms" nehmen in die Leibeshöhle eingespritztes Kongorot oder Eisen auf; alle aber sind auch imstande zu absorbieren. Demnach absorbierten die Exkretzellen und Ferment wird überhaupt nicht gebildet?

Ich glaube nach dem Gesagten wird man nicht mehr daran zweifeln, daß die Ferment- oder Sekretzellen (Barfurth, Biedermann und Moritz) diesen Namen vollkommen zu Recht führen. Nur sie (und falls ihre Individualität sich erweisen ließe, die cyanophilen Zellen) scheiden das Ferment ab[2]).

b) Die Sekretion bei Aplysia. Auch bei Aplysia scheint sich die Fermentsekretion auf die Mitteldarmdrüse zu beschränken. Enriques[3]) findet in Darm, Cökum (Zugang zur Mitteldarmdrüse) und in der „camera epatica" keine Zellen, die er als Fermentzellen ansprechen könnte, nur Schleim- und indifferente Zellen (S. 301).

Fig. 131.

Pleurobranchaea Meckelii. a Zellen eines Mitteldarmdrüsenschlauches mit Sekret, b Drüsenzelle mit Cilien und einigen Sekretkugeln, c Drüsenzelle mit einem großen Sekretklumpen (n. P. Enriques aus Biedermann).

In der Mitteldarmdrüse beschreibt Frenzel[4]) die Fermentzellen als „Keulenzellen", die ganz ähnlich wie bei Pulmonaten Sekretmassen enthalten, deren Entstehung, Schicksal und Bedeutung er allerdings gänzlich mißverstanden zu haben scheint. Daß diese Sekretmassen auch hier als Vorstadium der Fermentbildung anzusehen sind, zeigt Enriques. Zunächst zeigen die Massen Reaktionen, die als für Fermente charakteristisch gelten: Färbung mit Thionin, Schwärzung mit Osmiumsäure[5]). Hauptsächlich läßt sich auch hier wieder ein Zusammenhang zwischen Sekretion und Ernährung feststellen: Die Sekretmassen verschwinden während der Nahrungsaufnahme und treten während des Hungers auf.

Die Bildung des Sekrets geht, wie folgt, vor sich (Enriques S. 355). Das Zellplasma bildet zunächst Granula („pallottole"), aus denen dann

[1]) Steudels Arbeit (unter meiner Leitung) erscheint demnächst. Siehe auch Jordan, H. (und A. Steudel), Verhandl. deutsch. zool. Ges. 1911, S. 272. Zahlreiche andere Erfahrungen sprechen gleichfalls dafür, daß Drüsenzellen (z. B. Milchdrüsenzellen) auch körperfremde, dem Blute beigemengte Stoffe mit ausscheiden.

[2]) Zur Sekretionsfrage wären noch zu nennen: Frenzel, J., Nova Acta Kaiserl. Leop.-Carola deutsch. Akad. Naturf. Bd. 48, 1886, Nr. 2, p. 83; Mac Munn, C. A. Phil. Trans. R. Soc. London Vol. 193, B., 1900, p. 1.

[3]) Enriques, P., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281.

[4]) Frenzel, J., Nova Acta Kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturf. Bd. 48, 1886, Nr. 2, S. 83.

[5]) Osmiumsäure nach Nußbaum, Arch. mikr. Anat. Bd. 13, 1877, S. 721, Bd. 15, 1878, S. 112. Ich halte diese Reaktion gar nicht für zuverlässig, da sie oft gänzlich versagt, so bei Helix nach Biedermann und Moritz.

eine (fast) einheitliche Masse in den Zellen entsteht. (Fig. 131.) Diese festen Massen sind gegenüber Wasser und nicht allzu starken Säuren sehr widerstandsfähig, lösen sich dann aber im Zellplasma zum Sekret auf (ganz wie bei Helix).

Wie Cuénot bei Helix, so beschreibt auch Enriques bei Aplysia eine zweite Kategorie Fermentzellen, die sich von den erst erwähnten unter anderem durch den Besitz kleiner Sekrettropfen unterscheiden, durch ihr analoges Verhalten zu den verschiedenen Stadien der Verdauung, sich aber auch als Fermentzellen kennzeichnen.

F. Die Mitteldarmdrüse als Resorptionsorgan. Physiologische Anatomie von Magen (Cökum bei Aplysia) und Mitteldarmdrüse.

1. Eintritt der Nahrung in die Mitteldarmdrüse.

a) Helix pomatia. Daß die „Leber" der Schnecken nicht nur eine Drüse, sondern eben ein System von Darmdivertikeln ist, in welche Nahrung eindringt, ist eigentlich schon lange bekannt. Grant[1]) sagt, „Cuvier bemerkt, daß es zu verwundern sei, daß das vegetabilische Futter nicht vom Magen aus in die Höhlen der Lebermasse eindringe. Ich habe viele dieser Tiere an unseren Küsten gesammelt und unter allen Verhältnissen rücksichtlich des in ihrem Magen enthaltenen Futters nämlich geöffnet und gefunden, daß der Magen oft vollständig angefüllt ist mit fein zerstückelten Teilen von Seepflanzen. Aber nie sah ich den Magen damit erfüllt, ohne daß die Lebergänge es auch gewesen wären." — Die Angabe scheint nicht beachtet worden zu sein: der auf Grund oberflächlicher Analogie eingeführte Name Leber veranlaßte die Forscher immer wieder nach Funktionen dieses Organs zu suchen, welche ein Analogisieren auch im physiologischen Sinne zuließen. Selbst nachdem Barfurth[2]) einen wesentlich besseren Einblick in die Funktionen des Organs gewonnen hatte, ja obwohl ihm das Eindringen fester Nahrung in dieses nicht unbekannt geblieben war, glaubte er doch, zu seiner Bezeichnung an dem, von Max Weber[3]) für Crustaceen eingeführten Namen „Hepatopankreas" festhalten zu müssen, ein Name, der auf mehr oder weniger differenzierte Darmdivertikel anzuwenden sicherlich nicht zulässig ist (siehe Diskussion dieser Frage in der Zusammenfassung). Den Beweis zu liefern, daß normalerweise die Nahrung

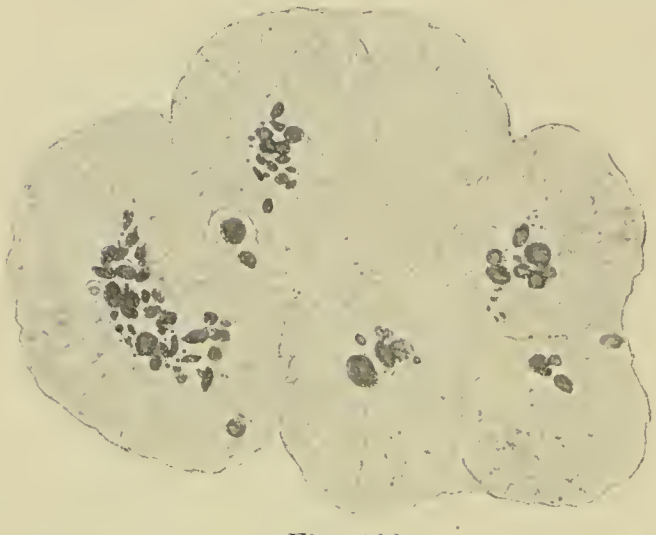


Fig. 132.

Helix pomatia, Schnitt durch die Mitteldarmdrüse von einer mit Mehlteig gefütterten Schnecke. Zahlreiche, durch Jod gebläute Stärkekörner liegen im Lumen der Läppchen (nach Biedermann u. Moritz aus Biedermann).

[1]) Grant, Edinb. Philos. Journ. Vol. 13, p. 198 nach Johnstone, G., Einleitung in die Conchyliologie. Herausgeg. von Bronn. Stuttgart 1853, S. 367.

[2]) Barfurth, D., Zool. Anz. Bd. 3, 1880, S. 499; Arch. mikr. Anat. Bd. 25, S. 404.

[3]) Weber, Max, Arch. mikr. Anat. Bd. 17, 1880, S. 385.

(der Chymus) in die Mitteldarmdrüse der Schnecke eindringt, und daß dieses Gebilde durchaus als (Sekretions- und) Absorptionsorgan aufzufassen ist, blieb Biedermann und Moritz[1]) vorbehalten.

Der Kropf der Schnecken ist 24 Stunden nach der Mahlzeit leer (Arch. ges. Physiol. Bd. 73, S. 249). Wohin gelangt die Nahrung? Biedermann und Moritz prüften die Versuche Barfurths nach und bestätigten, daß, wenn man Helix pomatia reichlich mit Mehlbrei füttert, „nicht nur Magen und Darmkanal, sondern auch die großen, äußerlich sichtbaren Ausführungsgänge der Leber prall mit Stärke gefüllt sind". Die Stärke ließ sich nun auf Rasiermesserschnitten bis in die letzten Enden der Drüsengänge verfolgen, wo die Stärkekörner „oft nur einzeln innerhalb des schmalen Spaltraumes zwischen den Zellen eingebettet liegen" (S. 59, Fig. 132)[2]).

Die Mechanik der Nahrungseinwanderung in die Mitteldarmdrüse (Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75 S. 62). Um sich von der Einwanderung des Chymus in die Gänge der Drüse zu überzeugen, legen die Autoren die Mündungsstellen frei und sehen „bei längerer Beobachtung durch die dünnen, durchscheinenden Wände hindurch, wie von Zeit zu Zeit oft ruckweise größere und kleinere Nahrungsbröckel durch eine plötzlich entstehende Flüssigkeitsströmung in das Innere der Drüse hineingetrieben werden. Manchmal tritt bald darauf eine Gegenströmung auf, durch welche die Partikel wieder magenwärts verschoben werden, um im nächsten Augenblick mit verstärkter Gewalt vorwärts zu strömen. In anderen Fällen bemerkt man ein gleichmäßiges, ziemlich langsames Vorrücken der Inhaltsmassen des stark gefüllten Ganges, wobei nur zeitweise kurze Anstöße zu einer gegenläufigen (magenwärts gerichteten) Bewegung zu bemerken sind. Die Bewegungen werden erzeugt durch die Muskulatur des Magens (und des Kropfes), dann durch die Muskulatur der Leberacini." Letztere bewegen sich fast nur beim verdauenden Tiere, dann aber so, daß die freigelegte Drüse „ein eigentümliches, dem Blasenwerfen auf einer im Sieden begriffenen, zähen, teigartigen Masse vergleichbares Schauspiel" gewährt. „Die einzelnen Acini kontrahieren sich und erschlaffen wechselweise, wodurch an zahllosen Punkten kleine Grübchen einsinken, während sich unmittelbar darauf dieselbe Stelle wieder etwas vorwölbt[3])." Neben der Muskulatur spielt wohl auch Flimmerbewegung eine Rolle beim Transport in die Drüse und aus ihr dem Magen zu.

Was zwingt den Chymus zum Teil in die Mitteldarmdrüse zu treten? Mit einer in den Kropf eingebundenen Kanüle kann man „Stärkebrei . . . bis in die Alveolen der Leber eintreiben, ohne daß es nötig wäre, den Darm vorher abzubinden". Dies zu ermöglichen, besitzt der Magen eine besondere Einrichtung, die von Gartenauer[4]) beschrieben, wenn auch in ihrem Wesen nicht voll erkannt wurde.

Bei den meisten Schnecken befindet sich der Magen an einem scharfen Knie, das Vorder- und Mitteldarm hier miteinander bilden

---

[1]) Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75, auf S. 59.

[2]) Abgesehen von Barfurth, der dieses Eindringen mit Wahrscheinlichkeit für einen normalen Vorgang hält, hatte Yung, S. 39 beobachtet, daß auch Chlorophyll aus verfütterten Kohlblättern in der Drüse nachgewiesen werden könne (Helix).

[3]) Ähnliche Bewegungen der Mitteldarmdrüse beobachtet Fol bei Pteropoden, auch bei Muscheln kommen sie vor.

[4]) Gartenauer, Über den Darmkanal einiger einheimischer Gastropoden. Inaug.-Diss. Straßburg. 1875, nach B. und M.

(Fig. 133). An diesem Knie tritt der Magen als blindsackartige Erweiterung, an Mittel- und Vorderdarm hängend, in die Erscheinung. Dieser Magen (Biedermann und Moritz sagen Cökum) nimmt die beiden geräumigen Ausführgänge der Mitteldarmdrüse auf. Diese Kniebildung muß schon an sich den Übertritt des Chymus in den Mitteldarm erschweren und dadurch den Eintritt in die Drüsen erleichtern. Der Widerstand, der sich dem direkten Übertritt in den Mitteldarm entgegenstellt, wird aber noch durch zwei Wulstbildungen erhöht, die sich auf dem Boden der konkaven Seite des Magens befinden und die man am besten sieht, wenn man die konvexe (freie oder äußere) Wand des Organs wegschneidet (Fig. 134). Der erste dieser Wülste schiebt sich, von der Seite kommend, so hinter die erste Drüsenmündung L, daß er, den Nahrungsstrom stauend,

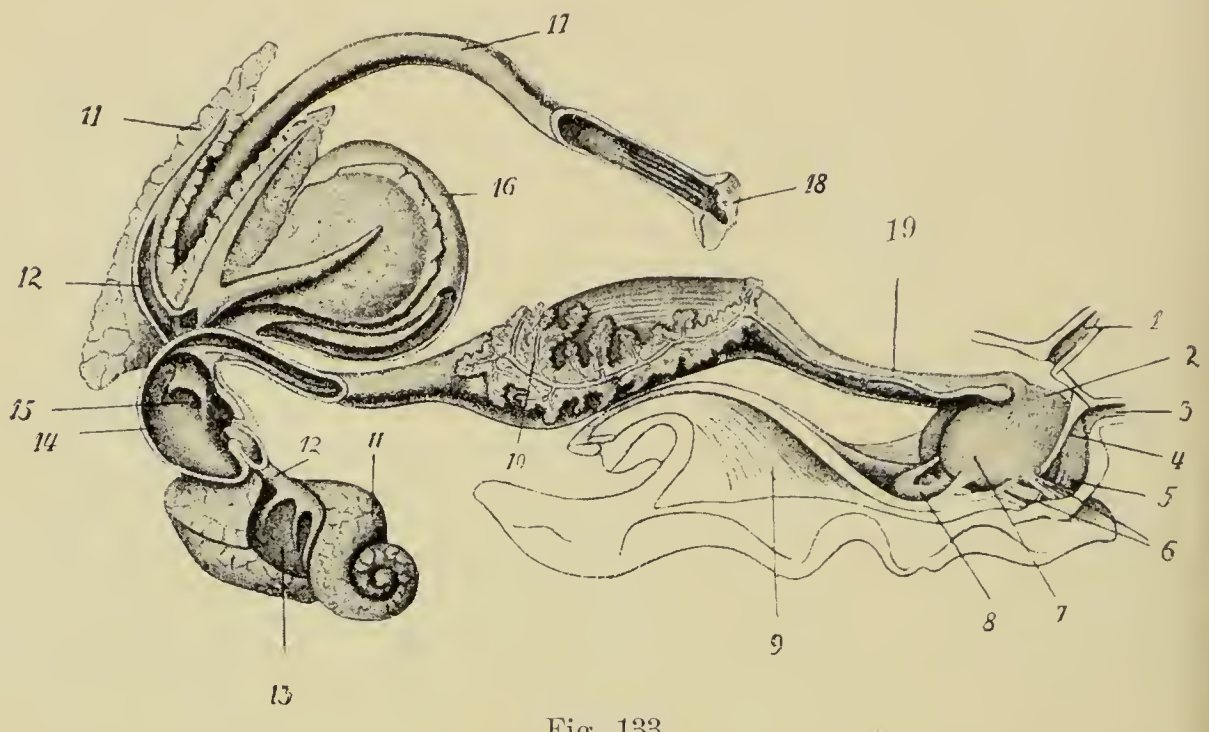


Fig. 133.

Darmsystem von Helix, herauspräpariert und von der rechten Seite gezeichnet (nach Howes). 1 und 3 Tentakeln, 2 Constrictor pharyngis, 4 Levator pharyngis 5 Depressor, 6 Protractor pharyngis, 7 Pharyngealbulbus, 8 Radulascheide, 9 Spindelmuskel, in einen Retractor pedis und einen Retractor pharyngis geteilt, 10 Speicheldrüsen, 11 Mitteldarmdrüse, 12 Ausführgänge der Drüse, zum Teil aufgeschnitten, 13 Zwitterdrüse, 14 Magen, aufgeschnitten, man sieht in der Tiefe die Mündung der Drüsengänge, 15, 16 Mitteldarm, 17 Enddarm, 18 After (aus Lang-Hescheler).

diesen zwingt in die Drüse einzutreten oder seitlich ausweichend, sich zur zweiten Drüsenmündung L_1 leiten zu lassen; das geschieht mit um so größerer Sicherheit, als der vom Wulste freigelassene Raum durch einen zweiten Wulst (Fig. 134 rechts) zu einer Rinne verengert wird, die nun unmittelbar auf die genannte zweite Mündung zuführt (L_1). Hinter dieser Mündung, im Mitteldarm, setzt sich die Rinne, aber unter Bildung eines sehr beträchtlichen Winkels fort. Diese Rinne, mit beiden Drüsenmündungen durch eine flimmernde Furche verbunden, dient hauptsächlich dazu, die aus den Drüsen kommenden unverdaulichen Rückstände aufzunehmen (Drüsenkot).

Zum vollen Verständnis der Funktion dieses stauenden und leitenden Systems, wäre eine bessere Kenntnis der Tätigkeit der Muskulatur des Magens notwendig. Sicher spielt diese keine geringe Rolle. Nicht

nur treibt sie, wie wir hörten, die Nahrung vorwärts, also auch in die Drüse: Ihre Verkürzung muß auch das Lumen des Magens derart verengern, daß die beschriebenen Wülste mehr oder weniger an die gegenüberliegende (konvexe) Magenwand stoßen, so daß ihre stauende und leitende Wirkung (durch Verminderung der konkurrierenden freien Passage) erhöht wird.

Bei alledem wird ein Verlust nach dem Mitteldarm wohl immer stattfinden; sind aber im Chymus hinreichend kleine Partikel vorhanden (Fütterung mit Mehl), so gelangt ein größerer Teil hiervon in die Mitteldarmdrüse. Alles was daselbst nicht resorbiert werden kann, wird durch Wirkung der, die Drüsengänge umspinnenden Muskulatur und der Cilien[1]), der gleichfalls flimmernden Abführfurche übergeben, die es ihrer Fortsetzung, der Rinne im Mitteldarm zuführt.

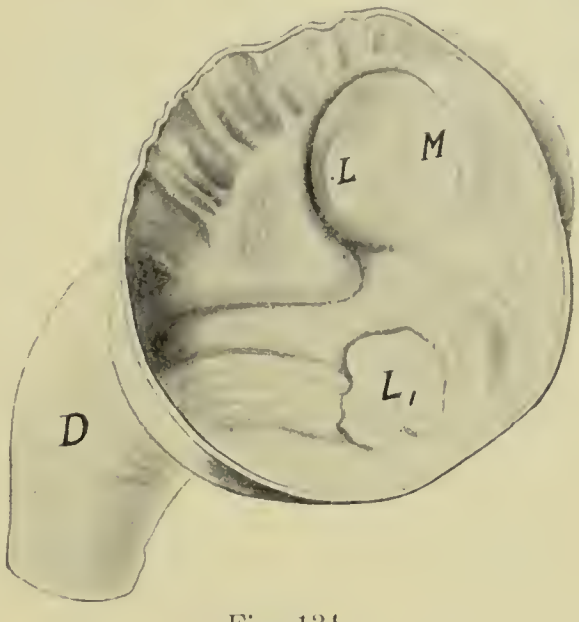


Fig. 134.

Helix pomatia. Magen eröffnet, um Einblick ins Innere zu gewinnen (nach Biedermann und Moritz aus Biedermann). M Mündung des Vorderdarms in den Magen, L, L_1 Mündungen der Mitteldarmdrüse, D Mitteldarm.

Alles, was den Eingang in die Drüsen verfehlt hat, und wofern es nicht in diese Drüse noch aus dem Mitteldarm zurückgestaut wird, füllt das Hauptlumen des Mitteldarmes aus. Von dieser Chymussäule ist der „Leberkot" in seiner erwähnten, besonders nach dem Enddarm zu durch ihre vorspringenden Längswülste gut abgeschlossenen Rinne vollkommen getrennt (Versuche mit Mehl und Farbstoffen). Dieses Verhalten gibt sich auch in der Form des Kotes zu erkennen: Hat man gekochtes Eierklar verfüttert, ein

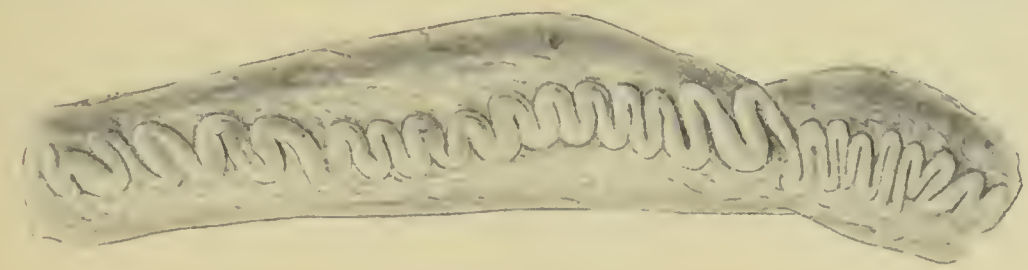


Fig. 135.

Exkrementstück einer frisch eingefangenen Helix pomatia; man sieht den geschlängelten „Drüsenkot" auf dem dicken Mitteldarmkot (nach Biedermann und Moritz aus Biedermann).

Stoff, von dem wenig ausgenützt wird, d. h. also nur wenig in die Drüsen gelangt, so ist der Kot eine einfache Säule (Biedermann und Moritz S. 58) (Mitteldarmkot). Verfütterte man aber etwa Stärke, so gesellt sich zu dem wohl stets vorhandenen Mitteldarmkot noch der „Drüsenkot",

[1]) Vielleicht auch nur durch die Flimmerbewegung. Enriques nimmt bei Aplysia an, daß die Muskulatur die Nahrung in die Drüse treibt, Cilien aber den Abfall aus der Drüse herausbefördern.

der in Form eines dünnen, geschlängelten Fadens jener viel dickeren Hauptsäule aufliegt (Fig. 135).

Den Hauptbeweis dafür, daß dieses Eintreten der Nahrung in die Mitteldarmdrüse ein physiologischer Vorgang ist, lernen wir im Abschnitt über Absorption kennen.

b) Der Eintritt der Nahrung in die Mitteldarmdrüse bei Aplysia.

Während bei den nacktkiemigen Opisthobranchiaten, die man als „Cladohepatica" zusammenfaßt (z. B. die Aeolidier), der Eintritt der Nahrung in die Darmdivertikel, die hier die Rolle einer Mitteldarmdrüse spielen, dem Verständnis keine Schwierigkeit bereitet [1]), setzt diese Wanderung bei Bedecktkiemern (Aplysia) wieder eine kompliziertere Mechanik voraus: Wir hörten von den beiden Kaumägen. Hinter dem zweiten Kaumagen mündet ein Cökum, das die Gänge der Mitteldarmdrüse aufnimmt, während hier der Vorderdarm unmittelbar in einen langen gewundenen Mitteldarm übergeht, der, wie bei Helix, größtenteils im Drüsengewebe eingebettet liegt: An der Mündung des Cökum befindet sich ein Klappenpaar, das den Darm annähernd abzuschließen imstande ist, dergestalt, daß die Nahrung großenteils in das Cökum und somit in die Mitteldarmdrüse zu wandern gezwungen ist. Umgekehrt gelangt so der verdauende Saft in die Erweiterungen des Vorderdarms. Die nämlichen Klappen sollen unter Umständen auch, die Darmpassage freigebend, das Cökum vom Darme abschließen können.

Die Nahrung tritt denn auch hier teilweise unmittelbar in den Darm und schon bald nach der Fütterung kommt sie als Kot wieder zum Vorschein, der dann großenteils aus fast unveränderten Stückchen von Ulva besteht. Der Hauptteil des Futters aber soll zunächst aus den Kaumägen in den Kropf zurückgelangen und tagelang der Einwirkung der Fermente ausgesetzt werden. Dann erst tritt der Chymus in die Mitteldarmdrüse, die durch die aufgenommenen Mengen vergrößert erscheint, und die Farbe der jeweilig gefressenen Algenart erkennen läßt (z. B. rot, wenn rote Algen verfüttert wurden). Während nun die Peristaltik der in Frage stehenden Darm- und Drüsenteile die Nahrung in die Drüse treibt, wird der Drüsenkot durch Flimmerbewegung nach außen befördert. Durch Rinnen wird der Kot, ähnlich wie bei Helix, zu Fäden geformt und unbeschadet der Klappenstellung (die Rinnen führen unter den Klappen hindurch) dem Darme übergeben [2]). —

2. Die Vorgänge der Resorption in der Mitteldarmdrüse der Gastropoden.

a) Helix. α) Die Absorptionszellen. Neben den Sekretzellen finden sich, wie angedeutet, in der Mitteldarmdrüse von Helix noch zwei Zellarten: Kalkzellen und Absorptionszellen („Leberzellen" Barfurths, „Körnerzellen" Frenzels). Mit letzteren beschäftigen wir uns nunmehr. Ohne auf die Erforschung der Funktion dieser Zellen hier geschicht-

[1]) Daß bei den „Cladohepatica" unter den Nudibranchiern Nahrung in die Darmdivertikel tritt, war lange bekannt, so z. B. Krukenberg für Acolidier und Tethys, wo er von „Hepatointestinalkanälen" spricht. (Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung nach B. und M.)

[2]) Nach Enriques, P., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281. Siehe auch Mazzarelli, G., Monografia delle Aplysiidae del golfo di Napoli. Mem. Soc. ital. Sc. T. 9, 1893, Nr. 4.

lich[1]) eingehen zu können, wollen wir diese Gebilde in Form und Funktion kennen lernen, wie sie sich nach den neuesten Forschungen uns darstellen[2]). Es sind kolbige oder keulenförmige Elemente, verschieden an Form und Größe, je nach Tätigkeitszustand. In der Regel schmäler als die Sekretzellen, mit schmalem Fuße versehen, ragen sie, oben wesentlich verdickt, über die Sekretzellen hinaus (Barfurth S. 492). Namentlich gilt das letztere nach Biedermann und Moritz bei, in Verdauung begriffenen Exemplaren, wo sie dann „in gewisser Hinsicht den Zotten der Dünndarmschleimhaut gleichen". Schaumig und grobwabig, sind diese Zellen

Fig. 136.

Helix hortensis. Schnitt durch die Mitteldarmdrüse, 5 Stunden nach Fütterung mit Mehl und Milch. Man sieht den Hohlraum des Läppchens von den stark hineinragenden Resorptionszellen (l), die zahlreiche Fetttröpfchen enthalten, fast ganz erfüllt. Auch die „Kalkzellen" (k) enthalten reichlich Fett; S Sekretzellen (nach Biedermann und Moritz aus Biedermann).

von größeren Vakuolen durchsetzt, die bei genährten Tieren Körner enthalten (siehe Reservestoffe) (Fig. 136 und 130 l).

β) Nachweis der Absorption in diesen Zellen. Zunächst zeigen Biedermann und Moritz (S. 76), daß als Resorptionsorgan nur die Mitteldarmdrüse in Betracht kommt: „Auf Grund der durchaus negativen Befunde darf man wohl mit einiger Berechtigung schließen, daß im Magen und im eigentlichen Darm eine irgend erheb-

[1]) Siehe vor allem Barfurth, D., Arch. mikr. Anat. Bd. 22, 1883, S. 473; Frenzel, J., Nova Acta Kais. Leop.-Carol. deutsch. Akad. Naturf. Bd. 48, Nr. 2, 1886, S. 83; Cuénot, L., Arch. Biol. T. 62, 1892, p. 683.

[2]) Vornehmlich nach Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1, (auf S. 19.)

liche Aufnahme von Fett nicht erfolgt. Dagegen ließ sich an mit Fett gefütterten Schnecken ausnahmslos schon nach wenigen Stunden konstatieren, daß gewisse Zellen der Leber und zwar Barfurths „Leberzellen" (unsere „Resorptionszellen") sowie auch die Kalkzellen reichlich Fett enthalten".

Schon Yung[1]) hatte gefunden, daß der Mitteldarm stets zuckerfrei sei, während im Magen Zucker zu finden war. Er schloß auf Resorption im Magen. Davon kann, auch nach Cuénot[2]) keine Rede sein. Er fütterte Schnecken mit Lackmus, Ammoniakcarmin und Kongorot und fand, daß der gesamte Darm, im Gegensatz zur Mitteldarmdrüse, diese Farbstoffe nicht aufnimmt. In dieser Mitteldarmdrüse waren es die Resorptionszellen von Biedermann und Moritz, welche Lackmus und Ammoniakcarmin als kleine Farbkörner ins Cytoplasma aufnahmen, und nach Verfütterung von Eisensaccharat ließ sich in den nämlichen Gebilden Eisen durch die Berlinerblaureaktion nachweisen. Auch in den Kalkzellen fand sich Eisen[3]). Biedermann und Moritz (S. 60) verfütterten neben Fett, Eiweißflöckchen, die intensiv mit Carmin gefärbt worden waren. Dabei „zeigten sich mehrmals die einzelnen Acini und zwar ausschließlich die „Leberzellen" Barfurths (unsere „Resorptionszellen") deutlich rot gefärbt".

Über die Art, wie die Absorpta in die Zellen eindringen, wissen wir nicht viel. Nur über Fettaufnahme machen Biedermann und Moritz (S. 77 f.) einige Angaben. Der Saum der Absorptionszellen bleibt frei. Das Fett findet sich um die granulaerfüllten Vakuolen angeordnet. Es wandert dann in zierlichen Reihen zur Zellbasis, verläßt dann diese Gebilde und dürfte in den Kalkzellen und gewissen Elementen des interstitiellen (interalveolären) Bindegewebes zur Ablagerung kommen. Bemerkenswert ist, daß erst an der Basis der Absorptionszellen, das Fett sich mit Osmium intensiv schwärzt, während es mehr in der Nähe des freien Zellendes hellgrau erscheint. Mit Alkanna oder Sudan III gefärbtes Fett wird nie in gefärbtem Zustande aufgenommen, ein Fingerzeig dafür, daß Fett auch hier nur nach vorheriger chemischer Veränderung (Spaltung) resorbiert werden kann.

b) Die Opisthobranchier. Es liegen keine Angaben vor, die für eine absorptive Funktion von seiten eines Darmteiles sprächen; auch hier scheint die Mitteldarmdrüse für diese Funktion das Monopol zu besitzen. Sicher gilt das, wie zu erwarten, für den Vorderdarm mit dem Kropf und den beiden Kaumägen. Das Epithel der Mägen hat keine Zellen, die als Resorptionszellen aufzufassen wären, die vor allem irgend eine Veränderlichkeit zeigten, in Abhängigkeit von der Ernährung (Bottazzi[4]) S. 322).

[1]) Yung, E., Mém. cour. Mém. Sav. étr. Acad. Belgique T. 49, 1888.

[2]) Cuénot, L., Arch. Biol. T. 12, 1892, p. 683. Fraglich bleibt, ob der lange gewundene Darm der Schnecken so ganz funktionslos sei (vgl. Simroth, Ber. nat. Ges. Leipzig 1900, S. 52).

[3]) Cuénot, L., Arch. Zool. expér. (3) T. 7, 1899, p. XXV. Cuénot hält unsere Absorptionszellen für Sekretzellen, wie wir glauben gezeigt zu haben, zu Unrecht. Merkwürdigerweise nahmen nach Verfütterung, auch die Sekretzellen (B. und M.) und Cuénots „cyanophyle Zellen" gewisse Farben (nur diese) auf; erstere Methylenblau, letztere Indigocarmin. Cuénot glaubt, daß alle Zellen, neben Ex- und Sekretion, zu absorbieren vermögen: Wenn Zellen nur ganz bestimmte Farblösungen aufzunehmen vermögen, so dürfte das keineswegs ein Beweis für absorptive Funktion sein. Jedenfalls fand sich das zuverlässigste Mittel: Eisen nur in den Absorptions- und Kalkzellen! Auf die Bedeutung der Aufnahme aller dieser Substanzen durch die Kalkzellen kommen wir weiter unten zu sprechen.

[4]) Bottazzi, Fil., Arch. ital. Biol. T. 35, 1901, p. 317.

Der lebende Vorderdarm läßt keine Salze durch seine Wand hindurchdiffundieren (Bottazzi und Enriques)[1]). Der Darm, in dem „Absorptionszellen" gleichfalls nicht nachgewiesen werden konnten, entbehrt im Gegensatz zur Mitteldarmdrüse eigentlicher Blutgefäße.

Daß die Nahrung, die, wie wir hörten, in die Mitteldarmdrüse von Aplysia tritt, daselbst auch zur Aufnahme gelangt, beweist Enriques[2]).

G. Phagozytäre Aufnahme und Verdauung in Mitteldarmdrüsen von Schnecken.

In den von Frenzel (l. c.) „Körnerzellen" genannten Resorptionszellen von Aplysia (limacina und depilans) findet Enriques kleine grüne Körnchen und größere grüne und braune Körperchen. Die gleichen Elemente finden sich im Magen-Darminhalt, und es gelingt mit leichter Mühe der Nachweis, daß die grünen Körnchen, aus dem, durch den Verdauungsprozeß befreiten Chlorophyll bestehen, während grüne und braune Körperchen die Chloroplasten der Ulvazellen sind. Die braunen Chloroplasten sind durch die saure Reaktion des Verdauungssaftes in oben angegebener Weise verändert (Enriques, S. 332 ff., Fig. 137). Im Hunger verschwinden diese Körper vollkommen aus den Zellen, welch letztere dann außerordentlich klein erscheinen. Füttert man dann die Tiere von neuem, so füllen sich auch die Zellen wieder mit den Chloroplasten bis sie gepfropft voll sind („fino a divenirne piene zeppe"). Da sich nun auch die endozelluläre Verdauung beobachten ließ (die Körner wurden dabei zunächst heller und verschwanden wie gesagt schließlich), so kann kein Zweifel sein: Die „Absorptionszellen" der Aplysien (limacina, depilans) sind echte Phagocyten, die, wie bei Cölenteraten und Plathelminthen, feste Bestandteile der Nahrung in sich aufnehmen und (endozellulär) verdauen.

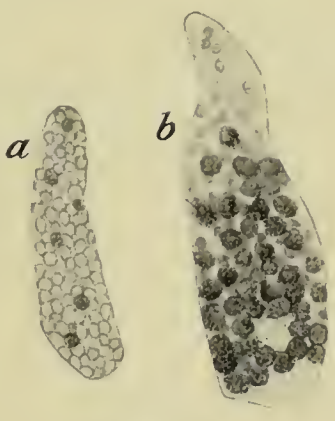


Fig. 137.

Aplysia depilans. Zwei Resorptionszellen (Körnerzellen Frenzels) mit aufgenommenen Chlorophyllkörnern (in a noch grün, in b schon bräunlich verfärbt) (nach P. Enriques aus Biedermann).

Die endozelluläre Verdauung, durch Phagocytose aufgenommener Nahrung beschränkt sich nicht auf die genannten Bedecktkiemer: unabhängig von Enriques und später als er, wies Brüel[3]) bei Ascoglossen (Unterordnung der Opisthobranchier) ganz die gleichen Vorgänge in den Zellen der Mitteldarmdrüse nach (S. 90). Auch hier handelt es sich der Hauptsache nach um Chloroplasten, die von den Zellen aufgenommen werden (Hermaea dendritica, Calliphylla mediterranea) und zwar konnte Brüel im Gegensatz zu Enriques den Vorgang der Phagocytose selbst feststellen: „Um solche (Chlorophyllkörner, die der Wand der Drüsengänge anhaften) aber sieht man die Zellfläche gewöhnlich wallartig erhoben, und eine kleinere Anzahl von einer dünnen Plasmaschicht ganz

[1]) Bottazzi und Enriques, Arch. Anat. Physiol. physiol. Abt. 1901, Suppl., S. 109.

[2]) Enriques, P., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281.

[3]) Brüel, Ludwig, Über die Geschlechts- und Verdauungsorgane von Caliphylla mediterranea Costa. Habilitationsschr. phil. Fak. Halle 1904.

umgriffen: sie gelangen damit ins Innere der oberflächlichen Zellvakuolen." Die Verdauung in den Zellen gibt sich auch hier zuerst durch die Entfärbung der Chloroplasten zu erkennen. Später tritt Zerfall ein, der Rest wird ausgestoßen[1]) (S. 94). Brüel ist der Meinung, daß diese Tätigkeit der Phagocytose bei Schnecken weit verbreitet sei. Sicher nicht mit Unrecht. Denn auch bei Pulmonaten (dem Süßwasserpulmonat Limnaea stagnalis) konnte Enriques (l. c. Mitt. Zool. St. Neapel 1901) die Aufnahme ganzer Pflanzenzellen durch die absorbierenden Elemente der Mitteldarmdrüse nachweisen. Ließen sich diese Beobachtungen z. B. auf Helix übertragen, was bei der nahen Verwandtschaft mit Limnaea wahrscheinlicherweise möglich ist, so könnten wir uns Brüels Meinung rückhaltlos anschließen: die Tatsache der Phagocytose erklärt das normale Fehlen einer Protease im Verdauungssaft von Helix. Sie erklärt ferner — glaube ich — die von Biedermann und Moritz beobachtete Erscheinung, daß Eiweiß, von angeschnittenem Drüsengewebe umgeben, zerfällt: Es ist anzunehmen, daß das Plasma der angeschnittenen Zellen auf den Kontaktreiz des Eiweißes hin, sein endozelluläres Ferment, gleichsam in eine eröffnete Vakuole abscheidet. Fehlversuche mit Extrakten aus dem Drüsengewebe, von denen wir berichteten, beweisen nichts gegen unsere Annahme: solche Unwirksamkeit von Extrakten sind nichts Ungewöhnliches, bildet sich doch bei Tieren, wo wir darüber unterrichtet sind, das Zellferment erst, wenn Nahrung phagozytiert worden ist. Auch die Tatsache, daß ganz gelegentlich Fermentspuren in den Verdauungssaft gelangen, ist nun nicht mehr unerklärlich, wenn wir bedenken, daß eine endozelluläre Protease vorhanden sein muß, die bei Zerfall einzelner Zellen unter Umständen in das Sekret der Drüsen gelangen könnte. Auf alle Fälle kann auf das allgemein- und vergleichend physiologische Interesse, das Verdauungsphagocytose bei solch hochorganisierten Tieren, im Verein mit dem absonderlichen Verhalten des Verdauungssaftes beansprucht, kaum nachdrücklich genug hingewiesen werden!

H. Dünndarm, Enddarm und Kot.

a) An den Magen setzt sich der „Dünndarm" (Mitteldarm) an, der bei Räubern, zumal geringer Organisationshöhe, sehr einfach gestaltet sein kann: vom Magenknie ohne jede Windung nach vorn verlaufend (Cypraeidae — Monotocardia, Nudibranchia cladohepatica, räuberische Pulmonaten wie Atopos)[2]). In den meisten Fällen liegt der dünne Mitteldarm in Windungen, von den Lappen der Mitteldarmdrüse umgeben. Insbesondere zeichnen sich die Pflanzenfresser durch den Besitz eines längeren, mit zahlreicheren Windungen versehenen Mitteldarmes aus.

b) Der etwas dickere muskulöse Enddarm mündet dorsal rechts seitlich neben der Mantelhöhle oder in sie hinein (wo wenigstens eine solche vorhanden ist). Bei den Pulmonaten z. B. verläuft das Rectum ganz rechts durch die Atemhöhle und öffnet sich neben der Nierenmündung

[1]) Dieses Ausstoßen von Zellkot ist eine bei Phagocyten allgemeine und selbstverständliche Erscheinung. Auch Farbstoffe können zuweilen, wie es scheint, dieses Schicksal erleiden, nach Absorption wieder ausgestoßen zu werden. Um eine spezifische, allgemeine „Schutzfunktion" dieser Zellen, allen möglichen schädlichen Stoffen gegenüber, dürfte es sich hierbei gewiß nicht handeln. (So fand Heckel verfütterte Metalle in den Geweben von Schnecken wieder. Cuénot aber wies bei Cyclostoma elegans verfüttertes Säurefuchsin im Blute nach. — Arch. Zool. éxper. (4), T. 7, 1907, p. 227 (auf p. 241)).

[2]) Simroth, Hch., Verh. V. internat. Zool.-Kongr. Berlin 1901, S. 6 (S.-A.).

in das Atemloch (Fig. 138). Bei den Zygobranchia und einem Teil der Azygobranchia diotocardia (fast bei allen Rhipidoglossen) durchbohrt der Enddarm, wie bei den Lamellibranchiaten, das Herz.

c) Analdrüsen finden sich bei einigen Prosobranchiern. Bei den Oncidiidae (Pulmonaten) nimmt der Enddarm in einem besonderen Divertikel den Ausführungsgang einer Drüse auf, „deren Sekret die Sandmengen im Rectum schlüpfrig machen soll“ (Hescheler-Lang S. 311).

d) Über die physiologische Bedeutung dieser Darmteile ist wenig bekannt. Alle Autoren nahmen, wie wir hörten, als einziges Sekretions-

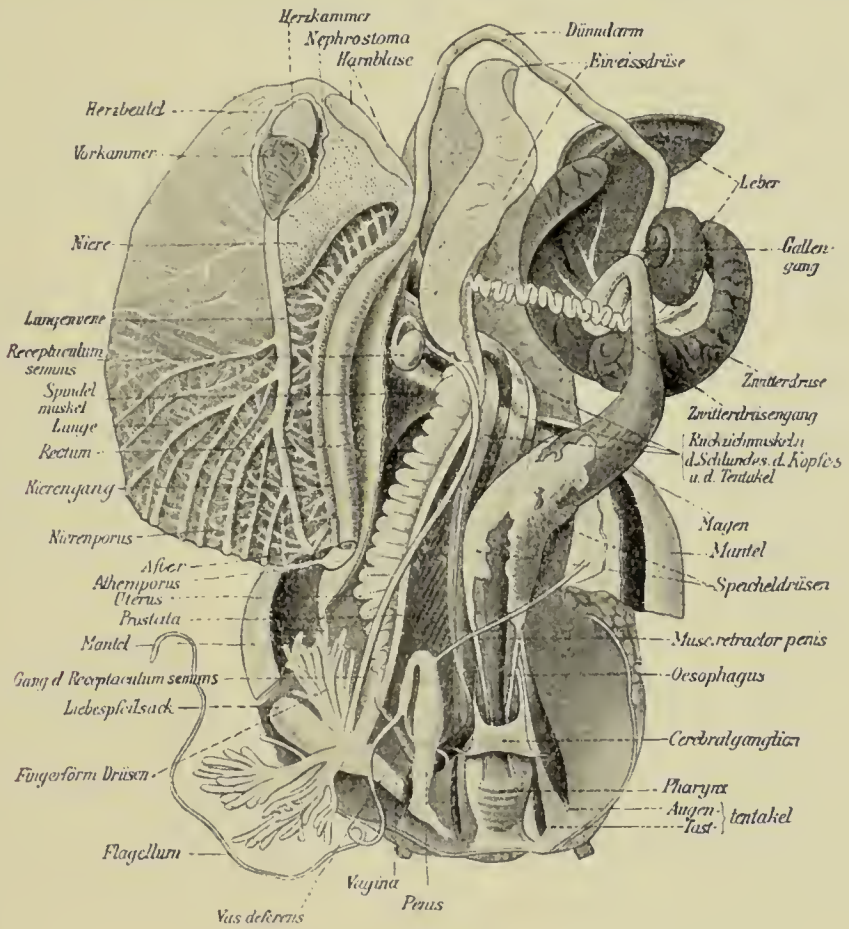


Fig. 138.

Helix pomatia. Innere Anatomie (nach Hatschek und Cori).

organ die Mitteldarmdrüse an: Der Mitteldarm enthält bei Helix nach Biedermann und Moritz lediglich indifferente Wimperzellen und Schleimzellen. Das gleiche gilt nach Enriques für Aplysia. Extrakte des Darmepithels von Helix enthalten nach Yung (l. c. S. 46) keine Fermente.

Merkwürdigerweise soll dem Mitteldarme auch jedes Absorptionsvermögen fehlen (Cuénot, Biedermann und Moritz). „Auf Grund der durchaus negativen Befunde darf man wohl mit einiger Berechtigung schließen, daß im Magen und im eigentlichen Darm eine irgendwie erhebliche Aufnahme von Fett nicht erfolgt[1])“ (Biedermann

[1]) Daß in den Darmzellen Glykogen gefunden wird, ist kein Gegenbeweis; dieser Stoff lagert sich in vielerlei Geweben ab, die mit der Absorption nichts zu schaffen haben.

und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75, S. 76). Cuénot[1]) aber. der u. a. Eisensaccharat an Helix pomatia und Helix nemoralis verfüttert hatte, konnte diese Substanz in der Mitteldarmdrüse, nicht aber in den Zellen des Darmes nachweisen.

Die langen, mit Wimpern versehenen Zylinderzellen des Mitteldarms von Aplysia sollen durch nichts verraten, daß sie irgend einem Absorptionsprozesse dienen. Auch fehlen dem Darm eigentliche Blutgefäße (welche sich dagegen reichlich in der Mitteldarmdrüse finden, Bottazzi, Arch. ital. Biol. T. 35).

Wenn auch die negativen Befunde Cuénots und von Biedermann und Moritz sehr zu beachten sind, so wollen wir doch nicht vergessen, daß die Länge des Mitteldarms der Pflanzenfresser, im Gegensatz zu demjenigen der Fleischfresser, bei denen er ja oftmals den Magen mit dem After auf dem kürzesten Wege verbindet, doch zu denken geben muß. Möglich, daß sich, insbesondere bei niedrigstehenden Formen, die resorptive Funktion des Mitteldarms erhalten hat. Dies nimmt Simroth[2]) von Patella (und Chiton) an, deren „geradezu ungeheuerlich lange Därme (verglichen mit dem ganz kurzen von Atopos oder Daudebardia) für erhaltene resorptive Funktion sprechen" (S. 53). „Auch der lange Blinddarm am Enddarm mancher Limaces, der keine Drüsen in der Wand enthält, aber auch nie mit Chymus angefüllt gefunden wird", soll (vermutlich) der Nahrung noch flüssige Stoffe, wohl Zucker entziehen (?).

Sollte in Wirklichkeit aber dem Mittel- (und End-)Darm jegliche absorptive und fermentbildende Funktion fehlen, so müßten wir ihn als einen sehr ansehnlichen Kotbildungsapparat betrachten.

e) Der Kot. Wie der Kot zustande kommt, hörten wir schon: Wir beschrieben eine Hauptkotsäule, die wohl unmittelbar aus dem Magen in den Mitteldarm tritt. Bei Aplysia erscheint solch eine Kotsäule schon ganz kurz nach der Nahrungsaufnahme und besteht dann aus völlig unverdauten Blattstückchen (Enriques). Zu dieser Säule gesellt sich, bei den hierauf untersuchten Schnecken, ein Faden derjeniger Substanzen, die in die Mitteldarmdrüse gelangten, daselbst aber keine Aufnahme haben finden können und die durch den, uns bekannten Apparat flimmernder Furchen (Helix, Aplysia) und durch eine mehr oder weniger vom Hauptlumen abgesonderte Rinne im Mitteldarm (Helix) nach außen befördert werden. Die Rinne mündet noch im Darme selbst und hier lagert sich der Drüsenkotfaden, der zu Anfang weich war, jetzt fester und fester wird, auf die Hauptkotsäule, und gibt das uns bekannte Bild des Kotes (Fig. 139). Bei Aplysia bilden sich ganz entsprechende Fäden aus dem Drüsenkot, die 1,2 mm Durchmesser haben und beim Übergang in den Mitteldarm spiralig aufgerollt werden (Enriques).

Wesentlich an der Bildung der festen Kotsäule sind die Schleimdrüsen beteiligt, deren Vorkommen im Mitteldarm wir schon erwähnten. Bei Aplysia sind die Schleimzellen im eigentlichen Darme nicht sehr häufig. In größeren Mengen findet man sie nur in demjenigen Teil des Blinddarmes, der die Drüsenmündungen aufnimmt (Camera epatica Mazzarelli[3]) S. 77). An dieser Stelle sind die Cilien der Epithelzellen, die berufen sind, den Drüsenkot zum Darme zu treiben, besonders lang.

[1]) Cuénot, L., Arch. Zool. expér. (3) T. 7, 1899, p. XXV.
[2]) Simroth, Hch., Ber. naturf. Ges. Leipzig, Jahrg. 1899/1900, S. 41.
[3]) Mazzarelli, G., Monografia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli. Mem. Soc. ital. Sc. T. 9, 1893, No. 4.

Der Schleim bildet (bei Helix) eine derartige Haut um die Exkremente, daß man geradezu von einer „membranösen Schleimhülle" reden kann. Er dient, die Passage der Abfallstoffe durch den Darm zu erleichtern, auch wohl die Darmwand zu schützen. Bei manchen Oncidiiden (Pulmonaten) kommt — wie wir hörten — eine besondere schlauchförmige Enddarmdrüse vor, „deren Sekret die Sandmenge im Rektum schlüpfrig machen soll" (Hescheler S. 311). Während (bei Aplysia) am Mitteldarm nur eine spärliche Muskularis ausgebildet ist, nimmt sie im Enddarm wieder an Stärke zu (Enriques S. 301).

J. Das weitere Schicksal der absorbierten Nahrung. Die Mitteldarmdrüse als ernährendes Organ. Reservestoffe.

1. Schicksale der Nahrung, die nicht unmittelbar gespeichert wird.

Wir haben allen Grund anzunehmen, daß die Resorptionszellen imstande sind, die Absorpta (oder die in den Zellen verdauten Stoffe) unmittelbar dem Organismus zur Verwendung zu übergeben. Das arterielle Blutgefäßsystem dürfte zunächst die zur Sekretion notwendigen Stoffe herzuführen (siehe unter Sekretion Cuénots Injektionsversuche): Aus

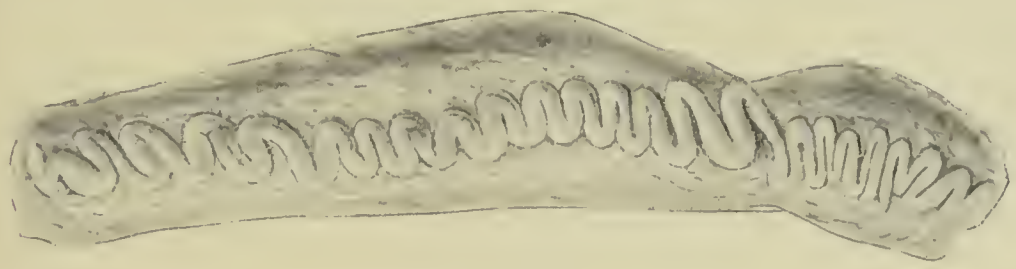


Fig. 139.

Exkrementstück einer frisch eingefangenen Helix pomatia (nach Biedermann und Moritz aus Biedermann).

der Aorta visceralis (Fig. 140 Ay) gehen Äste ab, die sich auf Darm (Pulmonaten) und Mitteldarmdrüse verteilen, in letzterer zwischen die einzelnen Drüsengänge treten und zwischen ihnen, im interstitiellen Bindegewebe, in Form von Lakunen enden[1]). Die absorbierte Nahrung dürfte, um den großen Leibessinus zu erreichen, sich dieser (venösen) Lakunen bedienen, die in den, die ganze Drüse umgebenden Blutsinus münden (Barfurth S. 482).

2. Wiederaufbau der absorbierten Nahrung. Reservestoffe.

Zwei Zellelemente der Mitteldarmdrüse kommen nunmehr neben den eigentlichen Absorptionszellen in Betracht: 1. Die Kalkzellen, von denen wir schon sprachen, 2. gewisse Zellen des interstitiellen Bindegewebes der Drüse, die „Leydigschen Zellen"[2]). Diese letzteren Elemente gehören dem Typus der großblasigen Bindegewebszellen an: es sind kugelige Gebilde von ansehnlicher Größe. Zweifellos ist der Wiederaufbau der absorbierten Stoffe, die Bildung von Glykogen eine Leistung, deren sich die Absorptionszellen der Mitteldarmdrüse zu unterziehen vermögen; gleich den Mitteldarmzellen etwa eines Wurmes. Allein, um

[1]) Barfurth, D., Arch. mikr. Anat. Bd. 22, S. 473; Bottazzi, Arch. ital. Biol. T. 28, 1897, p. 81.

[2]) Siehe Leydig, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 2, 1850, S. 151; Brock, ibid. 1883, S. 1.

ihrer nahrungserwerbenden Aufgabe in höherem Maße gerecht zu werden, speichern sie diese Stoffe nur zu kleinem Teil, kürzere Zeit, und geben die Hauptmasse der Reserven an Kalk- und Leydigsche Zellen ab, die ohne absorbieren zu können, treffliche Stoffbehälter sind. Wir wollen das für die einzelnen Stoffkategorien durchführen:

a) Glykogen und andere Kohlehydrate.

α) Helix. Barfurth[1]) hatte gefunden, daß bei Helix unter gewöhnlichen Ernährungsverhältnissen das Glykogen sich in den Leydigschen- oder „Plasmazellen" anhäufe, während bei Limax-Arten das Epithel zur Aufstapelung des Glykogens mit herangezogen wird. Biedermann und Moritz zeigten, daß das Glykogen, wie zu erwarten, zunächst in den Absorptionszellen entsteht[2]), wo es bald nach reichlicher Weißbrotfütterung nachweisbar ist. Von da wandert die Substanz in die Leydig-

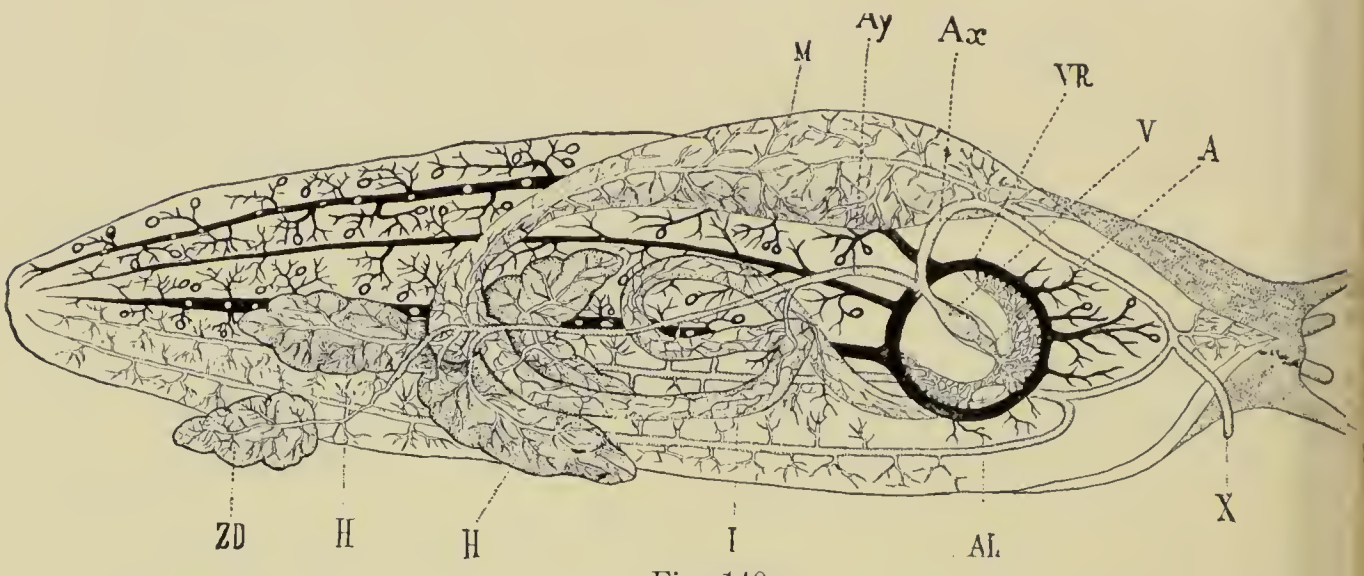


Fig. 140.

Gefäßsystem von Limax. Die Venen, welche das venöse Blut aus dem Körper zur Lunge führen, sind schwarz gehalten. A Vorhof, V Herzkammer, VR venöser Ringsinus der Lungenhöhle, Ax Aorta cephalica, Ay Aorta visceralis, M Kropf, ZD Zwitterdrüse, H Mitteldarmdrüse, I Darm, AL Atemloch, x Arteria genitalis (aus Lang-Hescheler).

schen Zellen; bei Helix größtenteils, während es bei den Limaciden der Hauptsache nach eben in den Absorptionszellen bleibt. Im Hunger verschwindet das Glykogen am ehesten aus den Absorptionszellen, die nach 2—3 wöchentlichem Hunger glykogenfrei sind.

In den Leydigschen Zellen wird das Glykogen „in Form tropfenähnlicher Massen niedergeschlagen". Wenn auch die genannten Elemente wichtige Glykogenspeicher sind, so sind sie doch keineswegs die einzigen. Zunächst sind auch die anderen Zellen der Mitteldarmdrüse (Kalkzellen, ja Sekretzellen, das Epithel der Ausführgänge) bei genährten Tieren nicht frei

[1]) Barfurth, D., Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, S. 269. „Zuckerbildung" in der Drüse hatte schon Cl. Bernard. Ann. Sc. nat. Zool. (3) T. 19, 1853, p. 282 bei Limax und Helix nachgewiesen (p. 331).

[2]) Immerhin muß hier erwähnt werden, daß Barfurth (Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, auf S. 362) die Meinung vertritt, als werde das Glykogen überhaupt zuerst ($8\frac{3}{4}$ Stunden nach Fütterung eines Hungertieres) in den Leydigschen Zellen gebildet und wandere erst hernach (im ganzen nach 9 Stunden) in die Absorptionszellen. Ähnlich Yung. Der Irrtum dürfte durch baldiges Auswandern des Glykogens aus den Absorptionszellen verursacht worden sein.

von Glykogen. Weiter findet sich dieser Stoff in Speicheldrüsen, Darm und Fußmuskel[1]). In den Speicheldrüsen z. B. findet Barfurth ihn gleichfalls innerhalb der Bindegewebselemente[2]) (der Leydigschen Zellen). In den Drüsenzellen kommt nur wenig vor (bei gutgenährten Tieren). Ja Pacaut und Vigier[3]) konnten Glykogen in diesen Speichelzellen kaum nachweisen, während es, auch nach ihnen, in den Leydigschen Zellen reichlich vertreten ist. Zweifellos steht es in Zusammenhang mit der Speichelsekretion, doch tritt es niemals in den Speichel selbst über[4]). (Vgl. die Sekretion des Speichels)[5]).

Nach Otto Hesse[6]) soll auch während des Winterschlafes (hungernde Tiere) Glykogen sich durch Spaltung, vielleicht aus Kohlehydratseitenketten des Eiweißes bilden.

Die quantitative Verteilung des Glykogens im Schneckenkörper. Die Gesamtmenge Glykogen, sei es im ganzen Tier, sei es in den Hauptreservoirs, ist nicht unbeträchtlich. So teilt Yung[7]) mit, daß er in 1 kg Helix pomatia 5,650 g Glykogen fand.

Zweifellos ist es die Mitteldarmdrüse, die procentualiter am meisten Glykogen speichert, zumal wenn, infolge eintretender stärkerer Ernährung, das Glykogen sich in größeren Mengen bildet. Das zeigt Barfurth (Arch. mikr. Anat. Bd. 25, S. 343). Die Schnecken wurden eine Anzahl von Tagen ausgehungert, dann eine Zeitlang mit Brot gefüttert, getötet, der Gehalt an Glykogen in Mitteldarmdrüse und Rest, oder nebenbei auch in Fuß oder Darm bestimmt. Nach 24 Stunden enthält die Mitteldarmdrüse von 1,55 g, fast ebensoviel Glykogen, als der gesamte Rest der Schnecke von 18,246 g Frischgewicht. Die Tabelle mag im übrigen die Resultate angeben (Siehe Tabelle auf Seite 324).

Um die Mitteldarmdrüse mit einem anderen drüsigen Organ zu vergleichen, mögen folgende Zahlen dienen.

Lange (l. c.) findet in den Speicheldrüsen von Arion auf 10,4 g frischer Drüsen 0,1352 g Glykogen = 1,3%[8]).

Barfurth (Tabelle) findet in der Mitteldarmdrüse von Limax, wenigstens nach dreitägiger Fütterung mit Weißbrot: auf 5,888 g frischer Drüse 0,3760 g Glykogen = 6,39% (als Maximum). Naturgemäß sind diese Zahlen nicht exakt vergleichbar, geben aber doch eine Vorstellung.

Über etwaige andere Kohlehydrate wissen wir wenig. Levy[9]) hat aus dem Wasserextrakt der Mitteldarmdrüse Glykogen dargestellt und fand, daß es mit Sinistrin verunreinigt war.

---

[1]) Vgl. auch Mendel, Lafayette, B. und Harold, C. Bradley, Amer. Journ. Physiol. Vol. 17, 1906, p. 167 (finden bei Sycotypus canaliculatus Glykogen im Fußmuskel.

[2]) Barfurth, D., Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, auf S. 366.

[3]) Pacaut und Vigier, Arch. Anat. mier. Paris T. 8, 1906, p. 425.

[4]) Außer Barfurth, Lange, A., Anat. Hefte Bd. 19, 1902, S. 85 Gorka, A., Math. nat. Berichte Budapest Bd. 23, 1906, S. 156.

[5]) In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß H. A. Landwehr (Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 16, 1882, S. 74) im Mucin von Helix eine Substanz findet, die alle Reaktionen des Glykogens gibt, ohne sich jedoch mit Jod zu färben (Achrooglykogen).

[6]) Hesse, Otto, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 10, 1910, S. 273.

[7]) Yung, Mém. cour. Mém. Sav. étrang. Acad. Belgique T. 49, 1888.

[8]) Auf das Trockengewicht der Drüse bezogen findet er 7,356%. Übrigens soll die Zahl zu hoch sein: Gorka fand nur 5,03%. Andere noch weniger (große Schwankungen je nach Nahrung und Jahreszeit).

[9]) Levy, M., Zeitschr. Biol. Bd. 27, S. 398.

Von den Pentosen wissen wir zum mindesten, daß sie in das Blut übergehen. Seillière[1]) weist sie nach, und zeigt durch Fütterungsversuche (mit Xylan), daß sie stets aus den Pentosanen der Nahrung stammen. Schnecken, die nur Stärke und Zucker erhielten, weisen auch keine Pentosen im Blut auf.

β) In der Mitteldarmdrüse von Aplysia hatte schon Frenzel[2]) Glykogen vermißt. Bottazzi[3]) und Röhmann[4]) bestätigten das, und während Bottazzi wenigstens glaubte Zucker nachgewiesen zu haben, meint Röhmann, er habe sich bei der Reduktionsprobe durch Pentosen (aus Ulva) täuschen lassen. Daß nach Ansicht beider Forscher pentoseartige Körper in der Drüse vorkommen sollen, hörten wir schon. Nach Bottazzi (l. c. S. 332) „Acide pentosique", nach Röhmann (l. c. S. 327) Rhamnosan, beide aus der Futterpflanze Ulva.

Tabelle der Glykogenverteilung bei Pulmonaten (zu S. 323).

Tier	Fastenzeit	gefüttert mit	getötet nach Fütterungszeit	Mitteldarmdrüse			Darm			Fuß			Rest		
				Gewicht der frischen Subst.	Glykogen		Gewicht der frischen Subst.	Glykogen		Gewicht der frischen Subst.	Glykogen		Gewicht der frischen Subst.	Glykogen	
					Gewicht	% a. frische Subst. bez.		Gewicht	% a. frische Subst. bez.		Gewicht	% a. frische Subst. bez.		Gewicht	% a. frische Subst. bez.
Limax varicgatus	21 Tg.	Weißbrot	24 St.	1,5500 g	0,0520 g	3,38							18,2468 g	0,0641 g	0,35
Limax var.	28 Tg.	Weißbrot	3 Tg.	5,8880 g	0,3760 g	6,39	1,200 g	0,0192 g	1,60				28,3768 g	0,5146 g	1,85
Helix pom.	82 Tg.	Sehwarzbrot	5 Tg.	14,1000 g	0,8012 g	5,76				29,0 g	0,9530 g	3,29	62,200 g	1,2830 g	2,06

b) Das Fett.

Gleich dem Glykogen wird das Fett in den Absorptionszellen gebildet, sei es aus den ihm entsprechenden Verdauungsprodukten, sei es aus Kohlehydraten. Denn es entsteht nach Biedermann und Moritz[5]) daselbst auch bei ausgesprochen fettarmer aber kohlehydratreicher Nahrung. Aus den Absorptionszellen gelangt es in die „Kalkzellen", in denen es gespeichert wird. Auch die Leydigschen Zellen enthalten Fett in geringen Mengen. (Frenzel glaubt Fett auch in den Sekretzellen gefunden zu haben.) Im Hunger verschwindet das Fett nur langsam. Zuerst wieder aus den Absorptionszellen, später aus den Kalkzellen. Es dauert (bei Schnecken im wachen Zustande) 2—4 Wochen Hungerns, bis das Fett ganz geschwunden ist (Bieder-

[1]) Seillière, Gaston, C. R. Soc. Biol. Paris T. 63, 1907, Nr. 2, p. 611; Technik p. 743.

[2]) Frenzel, J., Nova Acta Kais. Leop.-Carol. deutsch. Akad. Naturf. Bd. 48. Nr. 2, 1886, S. 83. (Auch Cerithium und Limnaeus sollen kein Glykogen in der Mitteldarmdrüse enthalten.)

[3]) Bottazzi, Arch. ital. Biol. T. 35, 1901, p. 317.

[4]) Röhmann, Festschr. Salkowski 1904, S. 323.

[5]) Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1.

mann und Moritz). Bei einer Temperatur von 38 °, genügen freilich schon 7 Tage (C. Deflandre)[1]). Neben Fett (und Fettsäuren) ist nach Levy[2]) auch ein Lipoid, offenbar Lecithin (als Reservestoff?) vorhanden (Phosphorsäure in der Asche des Alkoholextrakts, kein Jecorin vorhanden, das Lecithin vortäuschen könnte).

Nach C. Deflandre[1]) häuft sich das Fett bei Helix[3]) nur in den Monaten Mai und Juni an. Anfang Juli bis September können reichliche Fütterungen den Fettschwund zwar verzögern, niemals aber zur Fettstapelung führen. Dann soll nämlich das Fett dazu dienen, die Zwitterdrüse zu ernähren: Die Fettspeicherperiode geht nämlich der Sexualperiode (Juni, Juli) zeitlich etwas voran. Die Zwitterdrüse ist bekanntlich in das Mitteldarmdrüsengewebe eingebettet und soll mit ihm unmittelbar kommunizieren, dergestalt, daß das Fett ohne weiteres in die Geschlechtsdrüse gelangen kann. Spritzt man gefärbte Gelatine in die Mitteldarmdrüse einer Helix, so gelangt angeblich jene Substanz in die Zwitterdrüse und zwar durch das Lakunensystem, das sich unmittelbar zwischen den Eiern befindet.

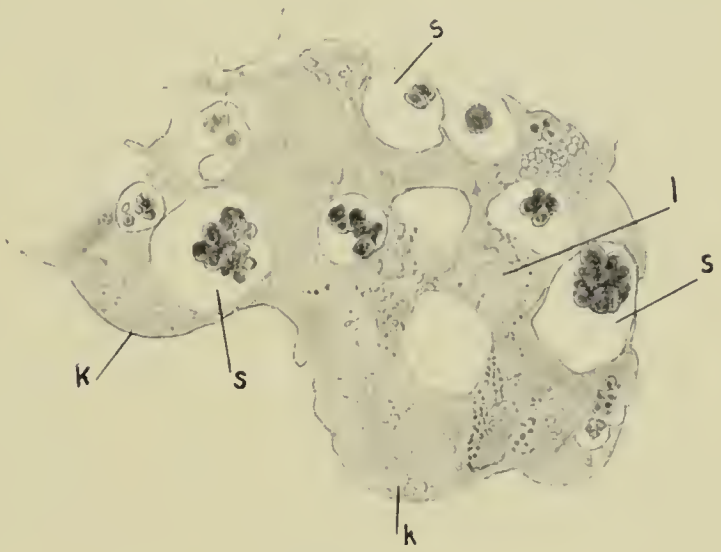


Fig. 141.

Helix hortensis (Hungertier) Schnitt durch die Mitteldarmdrüse. Die großen mit farblosem Saft gefüllten Sekretblasen (s) enthalten klumpige, dunkelbraune Massen (Sekretballen). Neben diesen bemerkt man vakuolisierte Resorptionszellen (l) und Kalkzellen (k) (nach Biedermann und Moritz aus Biedermann). Siehe auch Figg. 130, 136.

c) Eiweißreserven.

Frenzel (Nova Acta Bd. 48, 1886) beschreibt Eiweißgranula (hauptsächlich) in den Absorptionszellen. Biedermann und Moritz (Arch. ges. Physiol. Bd. 75) schließen sich dem an, allerdings nur für die Absorptionszellen. (Es müßte nach uns bekannten neueren Untersuchungen gezeigt werden, daß es sich nicht um phagozytierte Granula handelt.)

Weitere eiweißartige Stoffe oder Spaltprodukte von solchen, die bei makrochemischer Untersuchung der Drüse gefunden wurden (siehe Abschnitt: chemische Zusammensetzung der Mitteldarmdrüse), sind Globulin, Nucleoalbumin, Hypoxanthin, Taurin, endlich einige durch Phosphorwolframsäure fällbare Basen.)

d) Der Kalk der Kalkzellen.
(Fig. 141 k. Siehe auch Figg. 130, 136.)

Die Mitteldarmdrüse vieler Schnecken (Helix, Arion, Limax, nicht aber Paludina, Limnaea, Planorbis und Aplysia) vermag Kalk zu speichern,

[1]) Deflandre, C., Journ. Anat. Physiol. Paris Ann. 41, 1905, p. 223 u. p. 319.
[2]) Levy, M., Zeitschr. Biol. Bd. 27, S. 398.
[3]) Bei Limax ist das ähnlich, doch liegen die Perioden etwas anders.

und zwar in den uns schon bekannten, von Barfurth[1]) mit dem Namen „Kalkzellen" belegten Elementen. Wir lernten diese Gebilde als Stapelplatz von Fett kennen[2]). Es sind meist ziemlich große Zellen, an der Peripherie der Drüsenschläuche gelegen, in der Regel durch den Besitz zahlreicher farbloser, stark lichtbrechender Kügelchen ausgezeichnet. Diese Kügelchen bestehen aus phosphorsaurem Kalk (Tricalciumphosphat). Der Kalk kann (bei Helix) Verwendung finden 1. zum Bau der Schale, 2. zum Bau des Winterdeckels (Epiphragma), mit dem die Schnecke im Winter den Schaleneingang abschließt, 3. für die Bereitung des sehr kalkhaltigen Schleimes.

1) Die Schale. Die Schale enthält allerdings phosphorsauren Kalk nur in geringer Menge (phosphorsaure Erden und phosphorsaures Eisenoxyd zusammen 0,85%, kohlensauren Kalk 90,07%[3]). Und doch kann der Kalk der Drüse z. B. zur Verheilung von Schalendefekten Verwendung finden. Verletzt man die Schale einer Helix, so kann man in der Mitteldarmdrüse schon nach 4—5 Tagen mikroskopisch nur sehr wenig Kalk nachweisen.

Bei einer normalen Schnecke bildet die Asche in der Mitteldarmdrüse 25,72% der Trockensubstanz.

Nach künstlichem Schalendefekt vermindert sich dieser Gehalt auf 16,99%. (Nach einigen Wochen ist der Schalendefekt geheilt.)

Es ist anzunehmen, daß sich bei diesem Prozeß der phosphorsaure in kohlensauren Kalk (der Hauptsache nach) umsetzt.

2) Aber auch beim Bau des Epiphragma spielt der Reservekalk eine Rolle. Das Epiphragma enthält 5,36% phosphorsaure Erden und nur 86,75% kohlensauren Kalk. Untersucht man den Aschegehalt der Mitteldarmdrüse bei Schnecken nach der Eindeckelung, so findet man nur mehr 10,50%, auf die Trockensubstanz der Mitteldarmdrüse bezogen[4]), also weniger als nach Heilung des Schalendefektes (16,99%). Der Verlust an Phosphorsäure, den die Drüsenasche durch die Eindeckelung erleidet, ist ziemlich genau gleich dem Gehalt an dieser Substanz, der sich im Deckel nachweisen läßt. Die aufgespeicherte Kalkmenge reicht übrigens in der Regel nur zu einem einzigen normalen Deckel. Wird er vorzeitig abgestoßen, so bildet sich ein neuer auf unvollkommene Weise.

3) Bei den Landnacktschnecken kommt weder Regeneration des unbedeutenden Schalenrudiments, noch Bildung eines Epiphragmas zur Erklärung des Vorkommens von Kalkvorräten in Frage. Hier dürften sie ausschließlich (bei Helix nebenher) zur Bildung des kalkreichen Schleimes[5]) dienen, der bei der Lokomotion ausgiebige Verwendung findet.

Da das Mengenverhältnis des Kalkes zu anderen Mineralbestandteilen in der Mitteldarmdrüse, sich bei Kalkverbrauch, unter den oben erwähnten Umständen nicht ändert, so schließt Barfurth (S. 517), daß stets die sämtlichen Mineralsubstanzen der Drüse „mobil gemacht" werden müssen, auch wenn nur der Kalk benötigt wird.

[1]) Barfurth, D., Arch. mikr. Anat. Bd. 22, 1883, p. 473.

[2]) Es sind eben Reservezellen, vergleichbar den Leydigschen Zellen, nur daß sie, im Gegensatz zu diesen, dem Drüsenepithel selbst angehören. Bei Aplysia gibt es ähnliche Elemente (cellule sferulose); sie enthalten aber keinen Kalk, sondern andere Reservestoffe (Kohlehydrate?), die im Hunger schwinden. (Enriques, Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 282.)

[3]) Nach Bertha Wicke in Bronns Klassen und Ordn.

[4]) Barfurth, D., Zool. Anz. Jahrg. 4, 1881, S. 20.

[5]) Bei Arion reich an $CaCO_3$, arm an $Ca_3(PO_4)_2$, Barfurth S. 519.

Auch sonst findet sich noch Kalk im Schneckenkörper. Hauptsächlich in den Leydigschen Zellen der Wand (Adventitia) der Blutgefäße in der Mitteldarmdrüse [1]). Nach Brockmeier [2]) sollen die „Landschnecken" außer durch die Nahrung, den Kalk auch durch Fressen von Erde und Benagen kalkhaltiger Schalen aufnehmen.

K. Die Verwendung der aufgenommenen Stoffe (im Hunger).

Die Bedeutung der in der Mitteldarmdrüse und im Körper ganz allgemein aufgestapelten Stoffreserven wird klar, wenn wir erfahren, daß Schnecken außerordentlich lange Zeit hungern können. Vor allem kommen lange Hungerperioden in Gestalt des Winterschlafes in Frage, bei dem allerdings der Gesamtstoffwechsel sehr herabgesetzt ist. Yung konnte Schnecken 20 Monate lang künstlich in diesem Winterschlafe erhalten.

Aber auch im Sommer, bei gesteigertem Stoffwechsel, müssen sie in trockenen Wetterperioden oft wochenlang hungern (v. Fürth, Vergl. chem. Physiol.).

Nach Slowtzoff [3]) ist Helix pomatia imstande, im wachen Zustande 54 Tage absolut zu hungern. Hierbei werden 25,74% des Gesamtgewichts und etwa 28,41 %des Energievorrates verbraucht. Und zwar vom Fett 78,51%, von den Kohlehydraten 93,98%, vom Eiweiß (berechnet) 23,70% (Wasser 30,02%, Asche 27,24%) je des Normalwertes.

Daß die Mitteldarmdrüse im Hunger viel von ihren Reserven hergeben muß, sieht man schon daraus, daß nach Barfurth [4]) ihr Volumen und Gewicht in diesem Zustande abnimmt. Die Frage, ob die Reserven, vornehmlich das Glykogen, im Winter völlig aufgezehrt werden, kann nicht ganz einheitlich beantwortet werden. Hammarsten [5]) fand im März noch immer Glykogen in der Drüse, Barfurth [6]) und Yung vermißten diese Substanz nach beendetem Winterschlaf und früher (Yung nach 1 Monat bis 5 Wochen, Barfurth am 3. März bei Helix pomatia, Helix nemoralis und Cyclostoma elegans).

Neuerdings hat nun wieder M. Bellion [7]) bei, aus dem Winterschlaf erwachenden Schnecken (Helix pomatia) Zucker (wohl aus Glykogen stammend) in Mitteldarmdrüse, Eiweißdrüse und Fußdrüse nachgewiesen. Die Verschiedenartigkeit des Resultates dürfte mit der Temperatur zusammenhängen, bei der die winterschlafenden Tiere gehalten wurden (Barfurth). Dieser Ansicht ist neuerdings auch Otto Hesse [8]) beigetreten. Hält man Tiere auf einer Temperatur nicht höher als 2—4 °, so läßt sich nach dem Winterschlafe noch Glykogen nachweisen. Doch läßt sich hieraus

---

[1]) Barfurth, Arch. mikr. Anat. Bd. 22, S. 473.

[2]) Brockmeier, H., Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte, Vers. 67, 1895. nat. Abt. S. 112.

[3]) Slowtzoff, B., Beitr. chem. Physiol. Pathol. Bd. 4, 1904, S. 460.

[4]) Barfurth, Zool. Anz. Bd. 3, 1880, S. 499. Levy (Zeitschr. Biol. Bd. 27, 1891, S. 398) glaubt nachweisen zu können, daß im Winterschlaf die Mitteldarmdrüse keinen Substanzverlust erleidet. Er hält den Darmsaft für die Quelle der Nahrung (?).

[5]) Hammarsten, Arch. ges. Physiol. Bd. 36, 1885, S. 353.

[6]) Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, S. 269.

[7]) Bellion, M., C. R. Soc. Biol. Paris T. 63, 1907, Nr. 2, p. 238.

[8]) Hesse, Otto, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 10, 1910, S. 273. Es sei hier schon erwähnt, daß Hesse (bei Helix pomatia) zu dem auffallenden Resultate kommt, daß „die Fette am Betriebsstoffwechsel fast unbeteiligt" sind. (S. 309 siehe aber obige Angaben von Slowtzoff). Wir kommen eingehender auf Hesses Arbeit im Abschnitt über Stoffwechsel zurück. (Bd. 2).

der Glykogenkonsum gar nicht schätzen. Denn die Gesamtglykogenmenge, die verbraucht wird, war im Herbst nicht als solche vorgebildet: Es bildet sich Glykogen auch während des Verbrauchs durch Spaltung, vielleicht aus Kohlehydratseitenketten des Eiweißes (S. 310).

L. Weitere Funktionen der Leydigschen Zellen.

Cuénot[1]) findet, daß die uns bekannten Leydigsehen Zellen imstande sind, Farbstoffe, welche Pulmonaten in die Leibeshöhle gespritzt werden, aufzunehmen und längere Zeit zu speichern (S. 696). Es sei auf die interessante Parallele aufmerksam gemaeht, die sieh hierdureh zwisehen diesen Elementen einerseits und den Chloragogenzellen der Anneliden sowie dem Fettkörper der Insekten ete. andererseits ergibt. Auch feste Körper (fremde Blutkörperchen, Bakterien), in die Leibeshöhle gespritzt, werden von den Zellen auf dem Wege der Phagocytose aufgenommen und innerhalb 5 Tagen verdaut. Körper nieht eiweißartiger Natur unterliegen der Phagoeytose nieht (Stärke, Carminpulver, Ölemulsionen l. c. S. 713).

M. Chemische Zusammensetzung der Mitteldarmdrüse.

Daß makrochemische Untersuchungen eines (phagozytierenden) Resorptionsorgans, bei denen man nicht bestimmen kann, ob diese oder jene Substanz der Nahrung oder dem Drüsengewebe angehört, keinen großen Wert haben, dürfte einleuchten. Wir beschränken uns auf einige wenige Angaben:

1. Mineralbestandteile. Der phosphorsaure Kalk, der mit Bestimmtheit als Reservestoff aufzufassen ist, hat uns schon beschäftigt.

Die Gesamtasche der Mitteldarmdrüse beträgt bei Helix in % der Trockensubstanz

Monat	nach Barfurth[2])	nach Levy[3])
Dezember	10,26%	11,16%
Mai	20,24%	20,30%
September	25,72%	

Die Asche enthält K, Na, Ca, Mg, Cl an die Säuren H_2SO_4, H_3PO_4, CO_2, SiO_2 gebunden. Ferner wenig Mn und Spuren Fe.

Nach Dastre und Floresco[4]) ist die Eisenmenge in der Mitteldarmdrüse nicht so ganz verschwindend klein. 1 g Trockensubstanz Helixdrüse enthält 0,098 mg Fe, 1 g des Restes der Trockensubstanz des Tieres 0,021 mg. (Helix hortensis Drüse 0,15 mg, Rest 0,024 mg). Die Autoren sprechen dieses relativen Eisenreichtums wegen, von einer „fonction martiale" der „Leber" und glauben von einer oxydativen Leistung des Eisens reden zu müssen. Es wäre zunächst eisenhaltige Nahrung auszuschließen (große Absorptionsfähigkeit der Drüse für Eisen).

Bei Sycotypus canaliculatus fanden Mendel und Bradley[5]) neben Ca, Mg, P und Fe:Cu und Zn. Der Kupfergehalt beträgt etwa

[1]) Cuénot, L., Arch. Biol. T. 12, 1892, p. 683.
[2]) Barfurth, D., Arch. mikr. Anat. Bd. 22, 1883, S. 473.
[3]) Levy, Max, Zeitschr. Biol. Bd. 27, 1890, S. 398.
[4]) Dastre und Floresco, Arch. Physiol. Paris (5) T. 10, Ann. 30, 1898, p. 176. Im Winter nicht mehr, eher weniger Eisen. Auch Seeschnecken haben relativ das meiste Fe in der „Leber" (Buccinum 1 g Trockenleber 0,15 mg Fe, Restkörper 0,016 g).
[5]) Mendel, Lafayette, B. und Harold, C. Bradley, Amer. Journ. Physiol. Vol. 14, 1905, p. 313.

8% der Gesamtasche oder 1,2% der Trockenleber, der Zinkgehalt 15% der Asche, 1,7% der Trockenleber (Cu und Zn im respiratorischen Proteid von Sycotypus).

2. Eiweißkörper und deren Derivate. Wir hörten, daß in der Mitteldarmdrüse der Schnecke manche Eiweißkörper und Spaltprodukte von solchen isoliert wurden: Ein Nucleoalbumin durch Hammarsten[1]), ein Globulin das bei 66° koaguliert (wässeriger Extrakt der Drüse), Hypoxanthin und einige durch Phosphorwolframsäure fällbare Basen (Levy).

Taurin soll vorhanden sein (Krukenberg, Doridopsis, Turbo, Cassidaria). Karsten[2]) gibt an, diese Monamidosäure in der Mitteldarmdrüse von Mytilus (siehe bei Muscheln) gefunden zu haben, auch soll sie sich im Muskelextrakt mancher Mollusken finden. Man suchte nach Taurin in den „Lebern", weil es mit der Cholsäure zu Taurocholsäure gepaart, in der Wirbeltiergalle vorkommt.

Der Analogie wegen — um diese Befunde hier anzugliedern — wurde auch nach Gallensäuren geforscht; Griffiths, Frenzel und Mac Munn konnten diese jedoch nicht nachweisen.

N. Die Pigmente der Mitteldarmdrüse der Gastropoden.

1. Gallenfarbstoffe, der falschen Analogie mit der Wirbeltierleber wegen vielfach gesucht, ließen sich in der Mitteldarmdrüse der Schnecken niemals nachweisen (Frenzel, Nova Acta l. c. = Aplysia, Levy[3]), S. 414 = Helix, Mac Munn[4]), S. 10). In allen Fällen fiel die Gmelinsche Reaktion negativ aus.

Fr. N. Schulz[5]) fand in den Schalen mehrerer Arten von Haliotis, Turbo und Trochus, Farbstoffe, die mit den Gallenpigmenten höherer Tiere verwandt sind. Sie haben aber mit der „Leber" nichts zu tun, sind vielmehr (gleich Gallenfarbstoffen, Hämatin und Chlorophyll) als Derivate der chromogenen Gruppe des Eiweißes anzusehen.

2. Ehe man wußte, daß die Mitteldarmdrüse ein (phagozytierendes) Absorptionsorgan sei, erregte die Entdeckung von Chlorophyll in ihr, allgemeinere Aufmerksamkeit (Hepatochlorophyll — Mac Munn)[6]). Heute wissen wir, daß es sich um das Chlorophyll der Nahrung handelt (Dastre und Floresco in einer zweiten Arbeit)[7]).

3. Andere Pigmente. Die Farbstoffe der Mitteldarmdrüse wurden von verschiedenen Forschern untersucht[8]). Zwei Gruppen werden unterschieden: a) Das wasserlösliche Pigment; bei Helix (Dastre und Floresco) ist es etwa braun, eisenhaltig (eisenhaltiger Eiweißkörper); sein Spektrum: zwei Streifen zwischen D und F. Dastre und

---

[1]) Hammarsten, Arch. ges. Physiol. Bd. 36, 1885.
[2]) Karsten, Nova Acta Leop.-Carol. (21) 1845, T. 1, p. 318.
[3]) Levy, M., Zeitschr. Biol. Bd. 27, 1890, S. 398.
[4]) Mac Munn, Phil. Trans. R. Soc. London B. Vol. 193, p. 1.
[5]) Schulz, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 3, 1903, p. 91.
[6]) Mac Munn, Proc. R. Soc. Vol. 35, p. 132; siehe auch Dastre, A., und N. Floresco, Arch. Physiol. Paris Ann. 30 [(5) T. 10], 1898, p. 289.
[7]) Dastre und Floresco, C. R. Acad. Sc. Paris T. 128, 1899, p. 388; siehe auch Bottazzi, Arch. ital. Biol. T. 35, 1901, p. 317; Gautier, Claude, C. R. Soc. Biol. Paris T. 55, 1903 p. 1502.
[8]) Dastre und Floresco, l. c. und Journ. Physiol. Path. gén. T. 1, 1899, p. 111, Paladino R., Biochem. Zeitschr. Bd. 28, 1910, S. 56.

Floresco (S. 297) glauben es als Hämochromogen ansprechen zu müssen, es soll sich auch im Darmsafte von Helix finden. Bei anderen Mollusken ist gleichfalls ein wasserlösliches eisenhaltiges Pigment in den Drüsen vorhanden, das jedoch keinerlei Absorptionsstreifen besitzt, „Ferrin". (Auch bei Aplysia nach Paladino, der es mit dem wasserlöslichen Pigment der Wirbeltierleber meint vergleichen zu können.)

b) Pigmente, die sich in Chloroform (und in Alkohol) lösen. Hierhin gehört zuerst das Chlorophyll (siehe oben). Ferner „Cholechrom" (Dastre und Floresco), ohne Absorptionsstreifen. Es werden Beziehungen zwischen Drüsen- und Körperpigmenten angenommen [1]).

II. Die Lamellibranchier (Muscheln).

Muscheln sind teils festsitzende Tiere, teils solche, die nach Art vieler festsitzender Tiere sich von Detrituskörperchen oder kleinen lebenden Organismen ernähren. Im Zusammenhang mit dieser Lebensweise steht die Rückbildung verschiedener Organsysteme, zumal derjeniger, die der Ernährung dienen. Der ganze komplizierte Apparat, der sich bei Schnecken (Scaphopoden und Cephalopoden) zwischen Mund und Magen einschiebt: Kiefer, Pharynx mit Radula, Speicheldrüsen, drüsige und nicht drüsige Erweiterungen des Ösophagus, all dies fehlt den Muscheln völlig. Der Mund führt in einen undifferenzierten Ösophagus und dieser ohne weiteres in den Magen, der die beiden „Leber"gänge aufnimmt und von dem aus, der gewundene Darm bis zum After verläuft. Da der Körper der Muscheln durch das Schalenpaar nebst Mantel mehr oder weniger vollständig von der Außenwelt abgeschlossen ist, so wird sich zu den üblichen nahrungsleitenden Wegen noch ein weiterer zu gesellen haben, der die Nahrung durch den Mantelraum zum Munde transportiert und den wir in Bau und Funktion werden kennen lernen müssen.

A. Nahrung und Nahrungserwerb.

Der Einfachheit des verdauenden Apparates entspricht auch die Einfachheit der Nahrung, die zufolge den meisten Angaben, sich, wie schon angedeutet, auf kleine Lebewesen und Detrituspartikel beschränkt; irgendwelche große Beute zu machen, sind die Muscheln nicht imstande.

Als solche Nahrung wird genannt, außer Detritus (und, falls Pütters Auffassung mehr oder weniger zuträfe, gelösten Stoffen): Diatomeen, Infusorien, kleine Crustaceen und Crustaceenlarven. Austern nehmen nach Redeke [2]) fast ausschließlich Diatomeen auf. Zu gewissen Zeiten (Vorfrühling, Fortpflanzungszeit im Sommer) scheint aber die Ernährung völlig aufzuhören. Auch Mytilus lebt vorzugsweise von Diatomeen, daneben von kleinen Krustern etc. Im Verdauungstrakt von Margaritana margaritifera fand Carl [3]) andererseits vornehmlich Überreste grüner Pflanzen. Viele

[1]) Siehe bezüglich der Pigmente bei Aplysia auch Bottazzi, Arch. ital. Biol. T. 35, 1901, p. 317.

[2]) Redeke, H. C., Het voedsel der Zeeuwsche oester. in Rapp. over de oorzaken van den achteruitgang in hoedanigheid van de zeeuwsche oester; van P.P. Hoeck. Haag, gebr. van Cleeff, 1908, p. 104.

[3]) Carl, S., Verh. nat. Ver. Karlsruhe Bd. 22, 1910 (n. Biedermann).

Muscheln nehmen zugleich mit der Nahrung Schlammteil, Sand und Ähnliches auf [1]).

Zum Verständnis der Lebensweise muß man sich vergegenwärtigen, daß alle Muscheln, wie angedeutet, mehr oder weniger sessil sind. Gewiß gibt es auch bewegliche Arten, so Pecten, der durch rhythmische Bewegungen seiner Schalen und den hierdurch bedingten Wasserausstoß aus dem Mantelraum, kleine Strecken schwimmen kann. Allein, das geschieht doch nur, um den Standplatz zu wechseln. Bezüglich der Ernährung machen auch diese Arten keine Ausnahme von der erwähnten allgemeinen Regel. Die Mehrzahl der Muscheln setzt sich dadurch fest, daß sie das Vorderende in den Sand (Solen- und Tellinaarten), in Schlamm (etwa Cardium, Anodonta, Venus) oder groben Kies eingraben (Myen, Lutrarien, Unio). Das Eingraben, das durch den Fuß bewerkstelligt wird, bedingt ein mehr oder weniger tiefes Eindringen in den Boden. Manche Muscheln stecken sich nur oberflächlich fest (Pinna), andere wieder graben sich so tief ein (1—2 Fuß etwa die Panopäen), daß sie mit der Außenwelt nur durch röhrenartige Fortsätze des Mantelrandes (Siphonen) kommunizieren (Fig. 142).

Fig. 142.

Serobicularia piperata, im Schlamm eingegraben. Der Einströmungssipho nimmt Schlamm als Nahrung ein, der Analsipho steht in die Höhe (nach Meyer und Möbius aus Lang-Hescheler).

Die Festsetzung beschränkt sich nicht stets auf Eingraben. Viele Muscheln besitzen in ihrem „Fuße" eine Drüse, die eigenartige feste Fäden produziert, den Byssus, mit dem sie sich befestigen, nicht ohne durch Abstoßen dieses Fadenwerks imstande zu sein, gelegentlich ihren Platz zu wechseln (Pinna, Mytilus u. a.).

Noch fester wird die Anheftung bei Austern, Spondylus, Anomia, Chama etc., bei denen die eine Schale mit der Unterlage verkittet ist: hier findet ein Ortswechsel nicht mehr statt. Das gilt auch für Muscheln, die sich in irgend ein festes Substrat einbohren. So in Holz (Teredo) oder in Fels (Lithodomus) oder bald in dieses, bald in jenes Material (Pholas). Die langen Gänge, die sie anfertigen, sollen sie nie verlassen.

Welche Bedeutung dieses Bohren für die Tiere hat, ist nicht immer bekannt. Jedenfalls aber findet man bei Teredo das durch Bohren entstandene Holzmehl im Magen, so daß es als Nahrungsmittel in Betracht kommen könnte [2]).

Weitere Besonderheiten der Befestigung. Manche Muscheln spinnen mit ihren Byssusfäden eine Art Nest (Modiola, manche Limaarten,

[1]) Vgl. aber auch Bronn-Keferstein, Bd. 3, Abt. 1, S. 417. „Doch sollen Modiola vulgaris und Cyprina islandica zuweilen die Fischköder verschlingen und im Magen dieser letzten Art eine große Nereis halbverdaut gefunden worden sein" (?) —
[2]) Johnstone, Einleitung in die Conchyliologie 1853.

Crenella). Crenella discors „näht Seemoos und die Korallinen mittelst ihres Byssus zusammen". Andere verkitten Korallentrümmer, Sand, Kies etc. zu solch einem Nest, das sie dann vollständig umgibt, so daß nur die Siphonen heraussehen. Crenatula und Vulsella betten sich in Seeschwämme, gewisse Mytilaceen (Crenella marmorata) in Tunicatenmäntel ein. Handelt es sich hier offenbar um eine Art Raumparasitismus, so fehlt es auch bei Muscheln nicht ganz an echtem Parasitismus: Die Larven der Unioniden (Unio, Anodonta), die man mit dem Namen „Glochidium" belegt, besitzen eine (zweiklappige) Schale, an deren Rand jederseits eine nach innen vorspringende, mit Stacheln besetzte, dreieckige Spitze sich befindet. Mit diesen Spitzen und einem Klebfaden heften die Glochidien sich an Kieme (Unio) oder Flossenhaut (Anodonta) vorbeischwimmender Fische fest. Von dem Wirtsgewebe umwuchert, machen sie ihre Entwicklung durch. Später reißt die sie umhüllende Wand, sie fallen zu Boden und leben nun frei.

B. Die Nahrungsaufnahme.

1. Die Organe der Nahrungszufuhr (Figg. 143—145).

Wir hörten schon, daß der Mund der Muscheln mit der Außenwelt nicht in unmittelbarem Wechselverkehr steht: Der bilateral symmetrische Muschelkörper ist bekanntlich umschlossen von einem Schalenpaar, das innen vollkommen ausgekleidet ist durch den Mantel (Fig. 144, 5). Innerhalb des Mantelraumes befindet sich, jederseits vom Körper selbst, ihn fast auf seiner ganzen Länge begleitend, je ein Kiemenpaar (Fig. 144, 6, 7, 12, 13). (Bei Protobranchiaten nur je eine Kieme). Durch diese Mantelhöhle muß die Nahrung in den Mund gelangen. Allein auch der Zugang zur Mantelhöhle ist nur bei wenigen Formen allseitig frei. In der Regel schließt sich der Spalt, der auch bei geschlossenen Schalen zwischen diesen klafft, durch Aneinanderlegen oder Verwachsung der beiden Mantelränder, auf mehr oder weniger große Strecken. Dadurch wird der Eintritt der Nahrung und der Austritt der Ejekte lokalisiert; und zwar immer am Hinterende des Tieres. Stets handelt es sich um zwei Öffnungen (klaffend bleibende Stellen des Mandelrandes): Die dorsale (dem Schalenschloß[1]) genähert) dient als Auswurföffnung, die ventrale aber ist der Weg zur Einfuhr von Atemwasser und Nahrung. Wir hörten schon, daß die Teile des Mantelrandes, die jene beiden Öffnungen umgeben, zu kontraktilen Siphonen, in die Länge auswachsen können (Fig. 145, 7, 8).

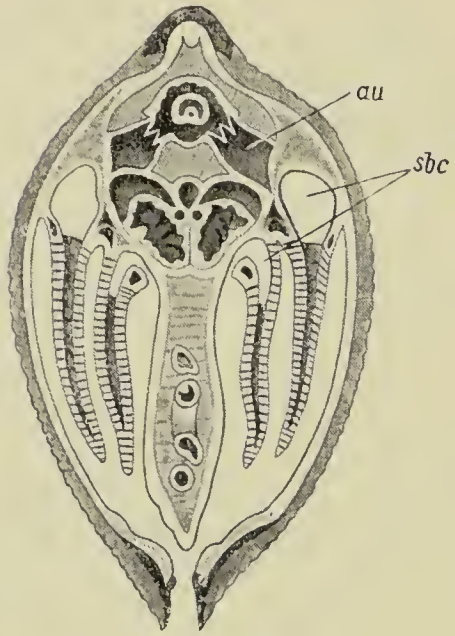


Fig. 143.

Querschnitt durch Anodonta (nach Howes), au Vorhof, sbc vom Wasser durchspülte, mit der Mantelhöhle in Kommunikation stehende Räume an der Kiemenbasis zwischen auf- und absteigender Kiemenlamelle (aus Lang-Hescheler).

Der „Geschmackssinn". Der Mantelrand, an sich Sitz besonderer Sinnestätigkeit, ist an der Mündung der Einfuhröffnung mit

[1]) d. i. das Gelenk, durch das die beiden Schalen miteinander verbunden sind.

spitzen Papillen (Fig. 144, 9) besetzt, offenbar berufen, Reize chemischer Natur aufzunehmen, Atemwasser und Nahrung („Geschmack") zu prüfen. Versuche hierüber hat R. Dubois[1]) angestellt: Pholas dactylus reagiert in ausgiebiger Weise auf eine Reihe intensiv schmeckender Stoffe, auch dann, wenn sie nicht auch zugleich ätzend wirken, wenn man diese Stoffe in das Wasser bringt, in dem die Muschel mit ausgestreckten Siphonen sich befindet (Chininsulfat, Strychnin, Aloe, Quassia amara, Extr.

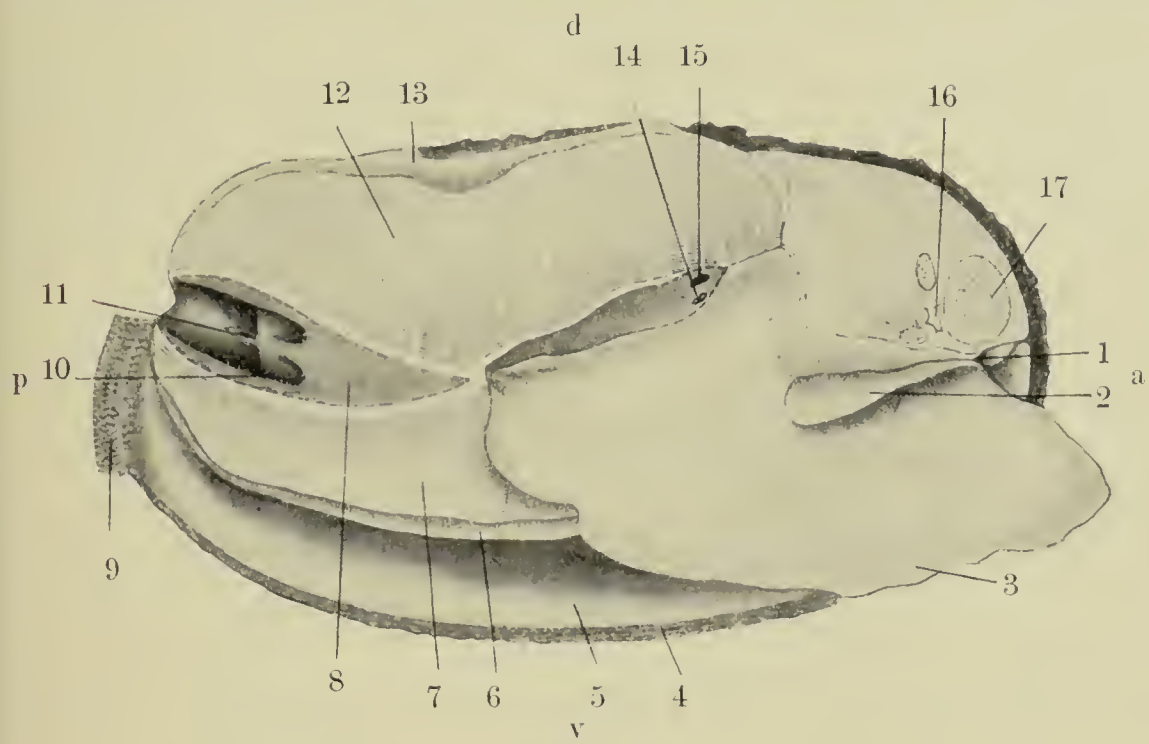


Fig. 144.

Präparat von Anodonta mutabilis zur Darstellung der Verhältnisse der Mantelhöhle (nach Hatschek und Cori); die rechte Schalenklappe und die rechte Mantelhälfte sind entfernt, die Kiemenblätter der rechten Seite nach oben emporgeschlagen. Die Verwachsungsstelle der aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemenblätter ist durchtrennt (gestrichelte Linien), um einen Einblick in die Kloakenhöhle und den inneren Kiemengang zu gewähren; ebenso ist die Verwachsung der aufsteigenden Lamelle des rechten inneren Kiemenblattes mit dem Fuße eine Strecke weit durchtrennt um die Nieren- und Geschlechtsöffnung zu zeigen. a Vorn, p hinten, d oben, v unten, 1 Mund, 2 Mundlappen, 3 Fuß, 4 linke Schalenklappe, 5 linke Mantelhälfte, 6 äußeres Blatt der linken Kieme, 7 inneres Blatt der linken Kieme, 8 innerer Kiemengang (basaler Gang zwischen den beiden Lamellen des inneren Kiemenblattes jederseits, in der Fußgegend paarig, hinter dem Fuße unpaar), 9 Papillen, welche die Einströmungsöffnung umstellen, 10 Mündung des äußeren Kiemenganges (des basalen Ganges zwischen den beiden Lamellen des äußeren Kiemenblattes jederseits, paarig), 11 After, 12 inneres Blatt der rechten Kieme, 13 äußeres Blatt der rechten Kieme, 14 Geschlechtsöffnung, 15 Nierenöffnung, 16 Cerebralganglion, 17 vorderer Schließmuskel (aus Lang-Hescheler).

Gentianae, ammoniakalisches Pikrocarmin (auch bitter), endlich Salze etc.): Der Einfuhrsipho schließt sich und zieht sich zurück, indem zugleich das in ihm befindliche Wasser ausgestoßen wird. Süß schmeckende Stoffe rufen diese Reaktion nicht hervor.

2. Die Mantelraumströme.

Wir haben uns zu fragen: Wie kommt der Transport der Nahrungsteilchen von der Einfuhröffnung nach dem Munde zustande? Als be-

[1]) Dubois, Raphael, Anatomie et Physiologie comparées de la Pholade dactyle etc. Paris, G. Masson 1892.

wegende Organe für den (Atmungs- und) Ernährungsstrom kommen lediglich Wimpern in Betracht, die sich an Mantel, Kiemen, sowie an zwei Paar lappenförmiger Bildungen befinden, die rechts und links vom Munde stehen (siehe weiter unten).

Wir haben drei Ströme zu unterscheiden[1]): 1. den Atmungsstrom, 2. den Nahrungsstrom, 3. den Strom, welcher Partikel, die der Mund verweigerte, wieder abführt.

1. Der Atmungsstrom wird erzeugt durch die Wimpern, welche die beiden Kiemenblätterpaare bedecken. Der Strom ist so stark, daß er sich bei der ruhenden Muschel vor der Einfuhröffnung durch wirbelnde Strömungen im Wasser zu erkennen gibt (das kann leicht mit Carminpulver deutlich gemacht werden). Das Wasser gelangt in den Mantelraum, durchsetzt die feinen Spalten, welche die Kiemen durchbohren und soll von uns im Abschnitt über Atmung weiter verfolgt werden. 2. Hierbei dienen die genannten Kiemenspältchen als feines Sieb: die Partikel bleiben

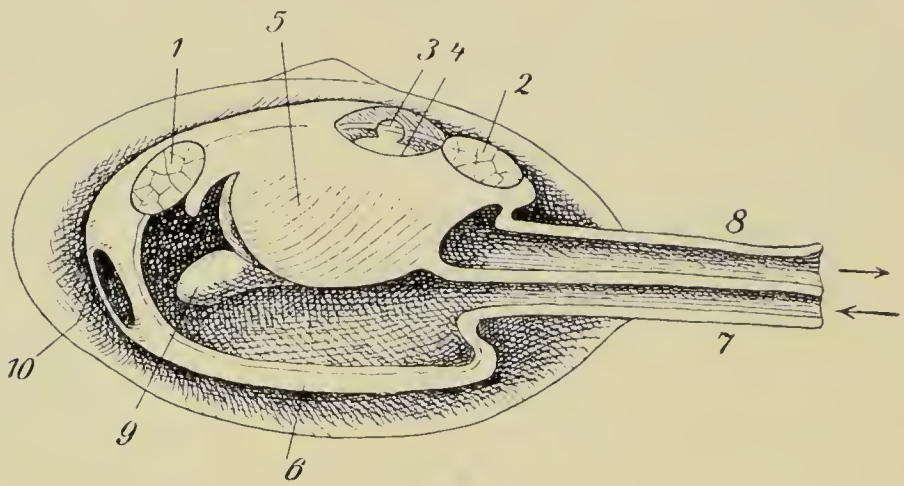


Fig. 145.

Klaffmuschel (Mya arenaria L.) mit aufgeschnittenem Mantelraum. 1 und 2 vorderer und hinterer Schließmuskel, 3 Herzkammer, 4 Vorhof, 5 Kieme, 6 Mantelränder, die miteinander verwachsen sind bis auf den Fußschlitz (10) und die Mündungen der hier miteinander verbundenen Siphonen, des Atemsipho 7 und des Kloakensipho 8, 9 Fuß (nach Goette aus Hesse-Doflein).

auf den Kiemenblättern liegen. Hier werden sie durch das Sekret von Schleimdrüsen, welche allerorts im Epithel der Mantelhöhle anzutreffen sind, zusammengeklebt, und die dergestalt entstehenden Fäden werden durch besondere Wimperhaare, die im allgemeinen von oben nach unten, d. h. dem freien Kiemenrande zu schlagen, zur unteren Kante der Kieme geführt. „Hier befindet sich an den meisten Kiemen eine Wimperrinne, längs welcher der, die Nahrungsteile enthaltende, aus Schleim bestehende Faden (zu dem sich also die Nahrungsteilchen mit Hilfe von Schleim in der Rinne zusammenfügen), in der Richtung nach vorn, zu den Mundlappen und schließlich zum Munde geführt wird" (Stenta S. 215). Hier werden die Teile also nicht mehr von einem Wasserstrom, sondern durch unmittelbare Wirkung des Wimperschlages befördert[2]).

3. Dem Nahrungsstrom muß aus zwei Gründen ein rückläufiger, abführender Strom entsprechen: Einmal bedingt der skizzierte Mechanis-

[1]) Hauptsächlich nach Stenta, M., Arb. zool. Inst. Wien Bd. 14, 1903, S. 211.

[2]) Es sei auf die Analogie, die zwischen dieser Art der Nahrungsaufnahme bei Museheln und bei anderen Partikelfressern, wie Tunicaten, Brachiopoden, Amphioxus besteht, hingewiesen.

mus eine unaufhörliche Nahrungszufuhr, unabhängig von jedem Bedarf. Es muß daher zeitweilig der Mund durch seine sphinkterartige Muskulatur abgeschlossen werden. Dann häufen sich die Nahrungsfäden auf. Auch sammeln sich Fremdkörper vor dem Munde an, denen aus irgend einem Grunde der Mund den Eintritt verweigert. Alle diese Substanzen müssen wieder entfernt werden. Bei Muscheln mit offenem Mantelrand (wie Pecten, Lima, Meleagrina, Anomia etc.) geschieht dies durch schnelles Schließen der Schalen, wodurch das Wasser aus dem Mantelraum herausgeschleudert wird. Bei Formen mit mehr oder weniger verwachsenen Mantelrändern findet jederseits an der Innenseite des Mantels, längs seines Randes, eine rückläufige Flimmerströmung statt, die, mechanisch in jeder Beziehung dem Nahrungsstrom vergleichbar, die unnützen Partikel zur Auswurföffnung (Auswurfsipho) bringt, wo durch Flimmerbewegung oder schnellen Schalenschluß der Ausstoß erfolgt. Coupin[1]), dem der Ausfuhrstrom schon bekannt war, wies seine Bedeutung an eröffneten Exemplaren von Mytilus, Cardium, Pholas durch Eintragung gröberer Partikel nach: Mit Schleim umgeben wurden diese in Form von Kugeln oder Fäden ausgestoßen. Bei den felsbohrenden Formen dient die Vorrichtung auch, das eingedrungene Bohrmehl wieder zu beseitigen. Dem abführenden Strome wird durch Wimperschlag alles zugeführt, was in den Bereich des gesamten Mantels und der Rumpfoberfläche gelangt (Stenta S. 217). Den Formen mit offenem Mantelrand (Pecten, Lima etc.) fehlt die Ausfuhrströmung, da sie sich, wie wir hörten, durch plötzlichen Schalenschluß von Unnützem befreiten.

Die Mundlappen. (Fig. 144, 2.) Zu beiden Seiten des Mundes befinden sich je zwei „Mundlappen". Man denke sich einen quergestellten (horizontalen) Mundspalt; über und unter ihm eine Lippe. Diese Lippen gehen an beiden „Mundwinkeln" nicht ineinander über, sondern ragen rechts und links als dreieckige Lappen in den Mantelraum, je mit einer Dreieckseite an der Leibeswand festgewachsen. Zwischen beiden Lappen geht ein Weg direkt zum Munde. Denn daß dieser Zwischenraum da, wo aus den Mundlappen Ober- und Unterlippe wird, in den Mund führen muß, ist ohne weiteres verständlich. Ober- und Unterlippe passen außerdem vorn in der Mitte gut aufeinander (Ostrea, Tridacna, Pecten, Spondylus) oder sie sind gar miteinander verwachsen (Lima), so daß der Mund eine nach vorn abgeschlossene Kammer ist, in welche nur beiderseitig jene Rinnen (Zwischenräume zwischen den Lappen), mit je einer Öffnung münden. Die Mundlappen liegen den (nahrungszuführenden) Kiemen derart an oder auf, daß sie als die berufenen Vermittler zwischen diesen und dem Munde sicherlich in erster Linie in Betracht kommen. Obwohl hier die Dinge derart einfach genug zu liegen scheinen, so sind doch die Ansichten der Autoren über die Bedeutung der Mundlappen geteilt. Nach Coupin und Stenta sollen sie vornehmlich dazu dienen, Unnützes vom Munde weg zum Ausfuhrstrom zu führen. Coupin sah solche Teilchen seitlich und nach hinten auf den Lappen wandern; sie wurden dem Mantelstrom übergeben. Stenta aber beobachtet auf der Innenseite der Lappen, die sie also einander zukehren, Flimmerbewegung, die vom Munde weg zum abführenden Strome führt. Offenbar dienen die Lappen, sei es an verschiedenen Stellen, sei es zu verschiedenen Zeiten (Umkehr der Richtung des Wimperschlages?) beiden Strömen. Der-

[1]) Coupin, Henri, C. R. Acad. Sc. Paris T. 117, 1893, p. 373.

gestalt zwei Ströme konnte Thiele[1]) auf den Mundlappen der Najaden nachweisen: Die Innenfläche soll hier der Zuführung, eine Randströmung aber der Ableitung dienen.

List[2]) sieht sogar in den Mundlappen vornehmlich ein zuführendes Organ, bei allen Muscheln, und meint, daß die zahlreichen Rinnen, die über ihre Innenflächen laufen, Nahrung zum Munde zu transportieren berufen sind. „Sie liegen zu beiden Seiten der Kiemen, der äußere Lappen nimmt von dem äußeren Kiemenblatt und der innere von dem inneren, die festen Körperchen in Empfang und strudelt sie den Rinnen entlang nach dem Munde hin". Auch Sinnesfunktion schrieb man den Lappen zu. Reizbar sind sie, und zwar vornehmlich durch chemische Stoffe (List S. 243); doch glaubt List nicht an eine Geschmacksfunktion der Organe. „Alle Fremdkörper, die bis an die Mundlappen transportiert worden sind, werden vom Munde auch aufgenommen, sobald sie eine gewisse Größe nicht überschreiten". Dubois fand bei seinen oben mitgeteilten Versuchen, daß die Mundlappen gegen die angewandten Bitterstoffe nicht oder fast nicht empfindlich sind.

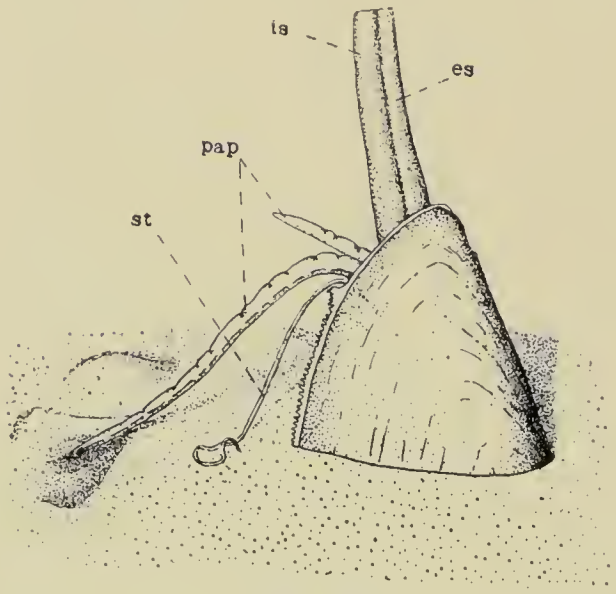


Fig. 146.

Yoldia limatula, Nahrung aufnehmend mittelst des Mundlappenanhangs, nach Drew. st Siphonaltentakel, pap Anhänge der Mundlappen, is Einströmungs-, es Ausströmungssipho (aus Lang-Hescheler).

Die Nuculiden (Protobranchia) besitzen besonders große, eigenartige Mundlappen. Ihre Funktion beobachtete Drew[3]) bei Yoldia limatula, Nucula delphinodonta und Nucula proxima (S. 498): Die beiden äußeren Lappen setzen sich nach hinten zu in lange Appendices fort, in der Nähe des dorsalen Randes der Lappen entspringend, die an ihrer Innenseite je eine durchgehende, longitudinale, flimmernde Rinne tragen; diese Rinne mündet in den Zwischenraum zwischen den beiden Mundlappen. Die Appendices werden aus der Schale hervorgestreckt (Fig. 146 pap.) und in den Schlamm versenkt: Der Flimmerstrom treibt Schlamm mit Nahrung zu den Mundlappen und zwischen diesen hindurch zum Mund. Der Nahrungsstrom ist hier vom Atmungsstrom völlig unabhängig; letzterer geht, durch Schlamm nicht gestört, durch die Siphonen vor sich[4]).

---

[1]) Thiele, J., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 44, 1886, S. 239. Thiele kannte auch die Rückströmung am Mantelrande schon.

[2]) List, Th., Die Mytiliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel Nr. 27, 1902, S. 252.

[3]) Drew, Gillman A., Anat. Anz. Bd. 15, 1899, S. 493. (Siehe auch Quart. Journ. mier. Sc., N. S., Vol. 44, 1901, p. 356, nach Biedermann; Mitsukuri, ibid. Vol. 21, 1881).

[4]) Offenbar sind die Kiemen dieser Nuculiden jeder Funktion bei der Ernährung enthoben. Das ist in Anbetracht des primitiven Baues der Kiemen bei den Protobranchiaten nicht ohne Interesse.

3. Das **Holzbohren** von Teredo navalis, das, wie wir hörten, möglicherweise als Nahrungsaufnahme aufzufassen ist, geschieht mit den vorn liegenden gezähnten kleinen (rudimentären) Schalen, die „wie zwei Kinnladen oder Zangenspitzen" imponieren. Der Fuß tritt zwischen ihnen hindurch, saugt sich fest und drückt so den Bohrer gegen das Holz (Bronn nach Harting, Hescheler).

C. Ösophagus, Magen und dessen Anhangsgebilde.

a) Übersicht über diese Teile des Verdauungsapparates. (Fig. 147). „Der unter dem vorderen Schließmuskel liegende Ösophagus erweitert sich in der vorderen Basis des Fußes zu dem Magen, der etwas in das Innere heruntersteigt (25).

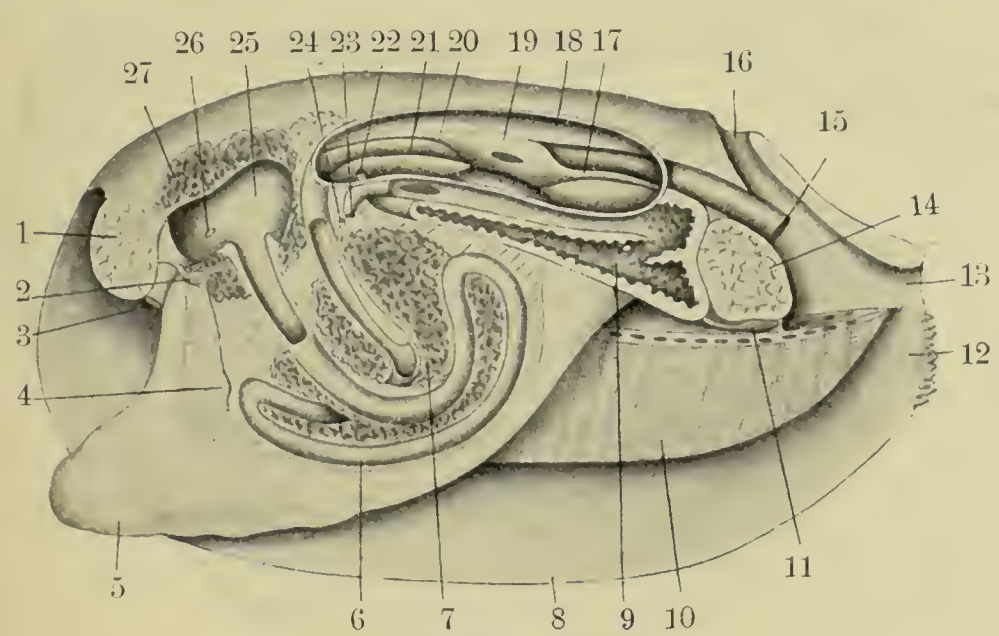


Fig. 147.

Anodonta cygnea, von der linken Seite (nach Parker und Haswell), 1 vorderer Schließmuskel, 2 Cerebropleuralganglion, 3 Mund, 4 Pedalganglion, 5 Fuß, 6 Darm, 7 Gonade, 8 Mantel, 9 Niere, 10 Kieme, 11 Visceralganglion, 12 Einströmungsöffnung, 13 Ausströmungsöffnung, 14 hinterer Schließmuskel, 15 Anus, 16 dorsale Mantelöffnung, 17 hintere Aorta, 18 Pericard, 19 Herz, 20 vordere Aorta, 21 Rektum, 22 Renopericardialöffnung, 23 äußere Nierenöffnung, 24 Geschlechtsöffnung, 25 Magen, 26 Mündung der Mitteldarmdrüse, 27 Mitteldarmdrüse (aus Lang-Hescheler).

Im hinteren Grunde des Magens liegen zwei Öffnungen, die eine ist der Pylorus und führt in den Dünndarm, der im Inneren der Fußbasis in einer geringeren oder größeren Zahl von Windungen verläuft, die andere führt in ein röhrenförmiges Divertikel, die Krystallstielscheide[1]). In den Magen mündet mit zwei oder mehr Öffnungen die ansehnliche, reich verästelte acinöse Verdauungsdrüse (Mitteldarmdrüse), welche mit dem Magen im vorderen Teile der Fußhöhle liegt. Auf der inneren Magenwand kommt bei (fast) allen Muscheln eine verschieden dicke gallertige Bildung (dreizackiger Pfeil, flèche tricuspide) vor, die sich in den ebenfalls gallertigen Krystallstiel fortsetzt" (Hescheler S. 306).

[1]) Der Magen kann noch einen zweiten Blindsack besitzen (Pholas, Teredo etc.). Hingegen kann die Krystallstielscheide fehlen (Anodonta), dann liegt der Krystallstiel im Darme, oder in einer durch Wülste unvollkommen vom Darme getrennten Rinne (Mytiliden, siehe weiter unten).

b) Dem **Ösophagus** dürften besondere Funktionen nicht zukommen. Speicheldrüsen fehlen im allgemeinen. Bei holzbohrenden Teredines sollen Drüsen des Vorderdarms unbekannter Funktion vorkommen.

c) Der Magen mit seinen Anhangsbildungen.

Bei Muscheln ist physiologischer Magen (Kropf, Kaumägen der Schnecken) und morphologischer Magen (Erweiterung zur Aufnahme der Mitteldarmdrüsenmündung) ein und dasselbe. Ehe wir die in ihm sich abspielenden fermentativen Prozesse kennen lernen können, müssen wir die eigenartigen Gallertbildungen der Magenwand und der Krystallstielscheide uns näher ansehen.

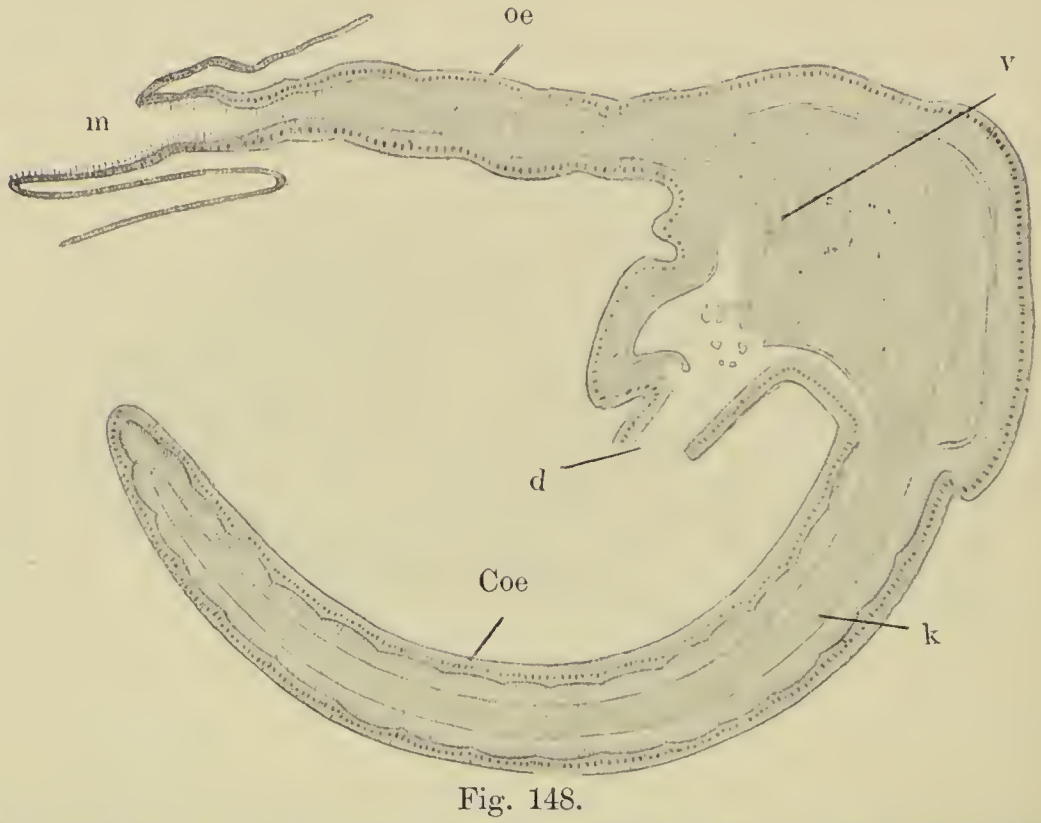


Fig. 148.

Donax trunculus. Längsschnitt durch den Magen mit dem den Krystallstiel (k) enthaltenden Cökum (Coe), v Magen mit Inhalt, m Mund, oe Ösophagus, d Darmanfang. Die vom Epithel abgehobene, scheinbar kutikuläre Bildung im Magen = dreizackiger Pfeil (nach Barrois aus Biedermann).

1. Der dreizackige Pfeil und der Krystallstiel[1]) (Fig. 148).

α) Allgemeines. Dreizackiger Pfeil und Krystallstiel wurden von einer Reihe von Autoren als morphologisch feste Teile des Magens und der Krystallstielscheide angesehen. Wir wissen heute, daß es sich lediglich um eigenartige Sekrete von Magen (Pfeil) und dessen Cökum, der Scheide (Stiel) handelt. Der Pfeil[2]) überzieht als Gallertschicht das Magenepithel oben und zu beiden Seiten. Er ist nicht bei allen Muschelarten gefunden worden.

Der Krystallstiel scheint außerordentlich verbreitet zu sein, ja er dürfte nur ganz ausnahmsweise fehlen[3]). Doch ist er nicht bei jedem Individuum zu jeder Zeit nachzuweisen (verschwindet im Hunger).

[1]) Älteste Literatur: de Heide, Ant., Anatome Mytuli, belgiee Mossel. Amsterdam 1684 (findet den Krystallstiel); Poli, Jos. Xav., Testacea utriusque Sieiliae eorumque historia et anatome . . . T. 1 et 2, Parma 1791/95 (Krystallstiel und dreiz. Pfeil).

[2]) Der Name ist nur angetan, eine falsche Vorstellung zu erweeken.

[3]) Haseloff, Bruno, Über den Krystallstiel der Museheln. ete. Inaug.-Diss. phil. Fak. Kiel, 1888.

Der Krystallstiel liegt keineswegs immer in einem wohlabgeschlossenen Cökum. Z. B. bei den Mytiliden und Unioniden liegt er in dem, an den Magen sich anschließenden Teil des Mitteldarms („Magendarm", List,

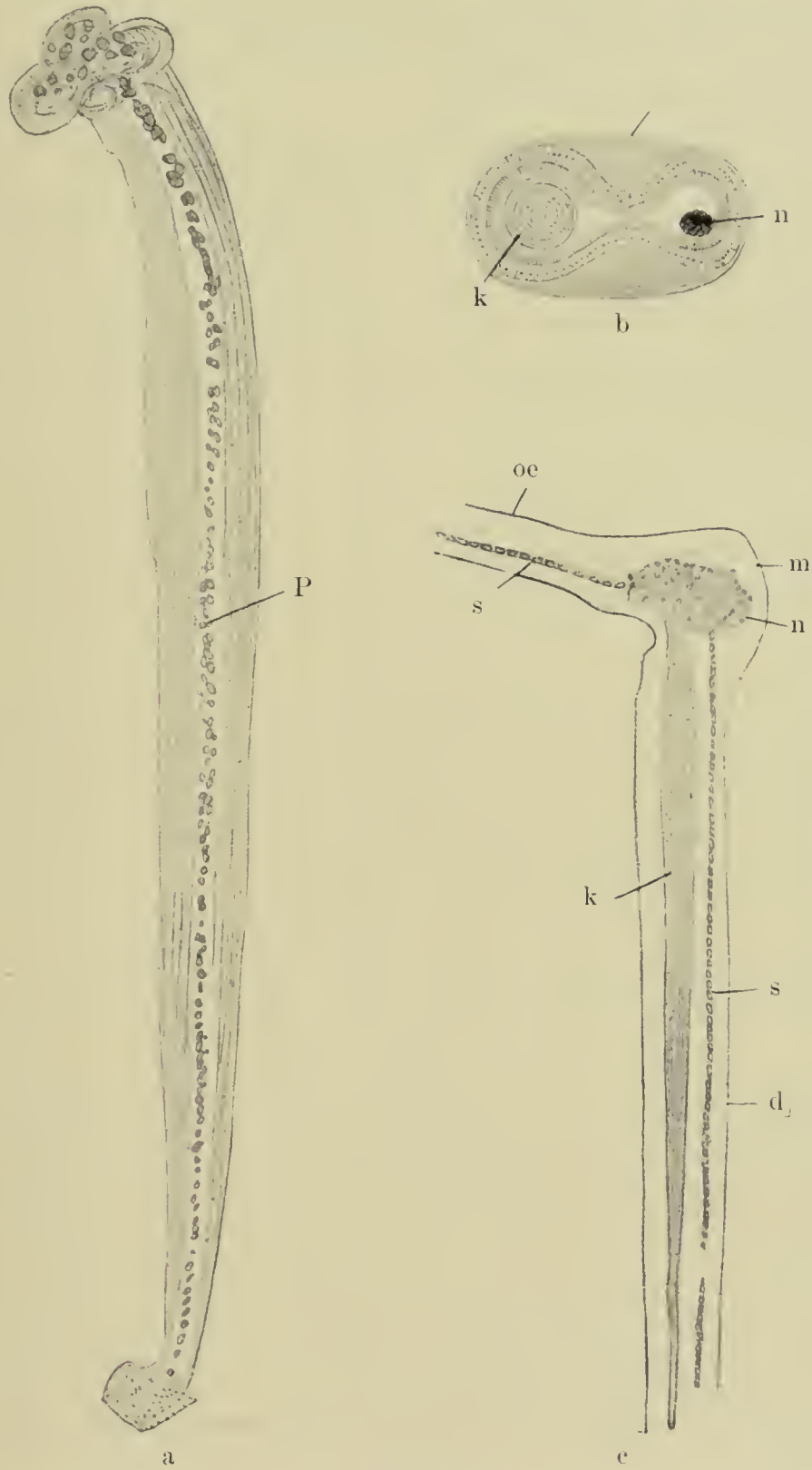


Fig. 149.

Anodonta. a Krystallstiel, in dessen Achse Partikel (P) eingeschlossen sind. b Querschnitt durch den Anfangsteil des Darmes, dessen Lumen durch Verdickungen der Darmwand in zwei Hälften geteilt erscheint, deren eine den Krystallstiel (k), die andere dagegen Nahrungspartikel (n) enthält. c Ösophagus (oe), Magen (m) und Anfangsdarm (d) mit dem Krystallstiel (k) und Nahrungspartikeln (n), die im Ösophagus und Darm zu Streifen geordnet sind (s) (nach Mitra aus Biedermann).

„krystallstielführender Darmteil", Haseloff), und zwar in einer Längsrinne des Darms, die durch Wülste unvollkommen von ihm abgeschlossen ist; nach hinten kann diese Rinne sich vom Darm auch völlig abschließen und ein Cökum bilden (Mytilus galloprovincialis, Mediola barbata). Man könnte sich vorstellen, daß bei den Mytiliden die Scheide ganz oder teilweise mit dem Darm verwachsen ist, wobei ein Längsspalt beide Lumina miteinander verbindet (Fig. 149 b).

Auf alle Fälle liegt der Stiel in einer mehr oder weniger vom Darm gesonderten, von Mitteldarmepithel ausgekleideten Scheide, die mit dem Magen kommuniziert, in den der Stiel denn auch hineinragt.

In der Regel (d. h. solange er intakt ist) ist der Krystallstiel ein ansehnlicher, fest-gallertiger Cylinder, der nach hinten spitz zuläuft, vorn im Magen aber keulig verdickt ist. Die Gallerte ist hyalin, durchsichtig, leicht opalisierend. Nach Haseloff mißt solch ein Körper bei Mytilus edulis von 7 cm Länge, 16 cm Darmlänge: 3,5 cm Länge und 1 mm Durchmesser.

β) Die Absonderung der beiden Gallertbildungen.

Es kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen, daß wir es bei Pfeil und Stiel mit gallertigen Sekreten zu tun haben. Schichtung, parallel zur Oberfläche (beim Stiel konzentrisch; Fig. 149 b) deuten auf periodische Sekretion. In der Tat beobachtet List[1]) diese Sekretion.

Der dreizackige Pfeil ist ein Produkt des Magenepithels, nicht, wie man früher glaubte, eine Kutikularbildung, sondern ein echtes Sekret (List S. 269). Das hohe, becherzellenlose, bewimperte Cylinderepithel des Magens zeigt in seinen Zellen Sekretkügelchen, die bei Doppelfärbung mit Hämalaun und Mucicarmin sich gleich der Gallertmasse (Pfeil) bläulich färben (der Krystallstiel färbt sich hingegen rötlich). Die Kügelchen werden von den Zellen abgesondert und verschmelzen mit der Gallertmasse.

Der Krystallstiel[2]) ist ein Sekretionsprodukt des Scheidenepithels; bei Mytilus galloprovincialis kommt „in erster Linie das dem Krystallstielcökum zugewandte Epithel der hohen epithelialen Wülste" (welche die Scheide vom Darm unvollkommen trennen, S. 274) in Betracht. Nach Barrois (l. c. Ann. 2, p. 309) beteiligt sich auch das übrige, niedere Epithel der Scheide an der Absonderung. Die Zellen bilden wiederum Granula („Corpuscules réfringents", Barrois), sie lagern sich dem Stiele an, verschmelzen miteinander (gélification) mehr oder weniger vollständig und bilden um den Stiel die nächste periphere Lage. Man kann nach List (S. 277) diese lagenweise Sekretion sehr gut beobachten, wenn man Muscheln mit Tusche füttert (Mytilus galloprovincialis). Die Tuschkörnchen dringen durch den Darm in die Scheide und bleiben am Stiel hängen. Man erhält konzentrische Schichten von Tusche. Der Bau des Stiels wird am deutlichsten, wenn man Krystallstiele solcher Muscheln im Querschnitt betrachtet, die längere Zeit mit Tusche gefüttert wurden, so daß der Stiel durchweg Tusche enthält: Man sieht einen Kern (Achse) von Tuschkörnern, von dem aus sich ein spiralig ge-

[1]) List, Th., Fauna und Flora des Golfes von Neapel Nr. 27.

[2]) Die sicherlich falschen Anschauungen von Haseloff (l. c.) und Hazay, J., (Die Molluskenfauna von Budapest, III. Malak. Bl. L. Pfeiffer, N. F. Bd. 4, 1881) übergehen wir. Beide glauben, daß der Stiel sich aus der Nahrung bilde und als Reserve anzusehen sei. Sekretion siehe neben List auch Barrois, Rev. Biol. Nord France Lille, Ann. 1, 1889, p. 124, 161, 263, Ann. 2, 1890, p. 209, 299, 351.

wundenes Band aus Tuschkörnern „durch die Krystallstielmasse hindurch aufrollt". Daß die Schichten in Spiralform sich anlagern, erklärt sich aus dem Umstande, daß der Stiel in der Scheide durch Wimperschlag um seine Achse gedreht wird, wodurch er, trotz Überwiegens der Sekretion von Seiten des Epithelstreifens der Wülste, exakt rund erscheint. Durch den gleichen Wimperschlag wandert der Stiel, nach Maßgabe seines Anwachsens in den hinten gelegenen Partien, vorn in den Magen.

Im Hunger wird der Stiel nicht gebildet. Nach 8—15tägigem Fasten verschwindet der Stiel [1]) oder erscheint doch dünner und teilweise „korrodiert" [2]). Füttert man Tiere nach dem Hungern, so läßt sich auch der Stiel wieder nachweisen (Haseloff S. 30).

γ) Chemie und Funktion der Gallertsekrete.

Der Krystallstiel von Cardium edule wiegt nach Coupin [3]) 0,031 g (im Durchschnitt), hiervon sind 87% Wasser, das Trockengewicht beträgt also 0,004 g. Bei Anodonta beträgt der Gehalt an Wasser 88% (Mitra) [4]), an Salzen 1%. Der Rest ist nach übereinstimmenden Angaben eine eiweißartige Substanz und zwar handelt es sich nach Mitra um ein Globulin. Zucker und Fett fehlen.

Die Funktion des Krystallstiels (und des Pfeils). Über die Funktion der uns beschäftigenden Gallertsekrete sind zahlreiche Vermutungen geäußert worden, die wir übergehen können, da durch neuere Untersuchungen das Problem eine ganz bestimmte Gestalt angenommen hat: Das Sekret vermag Stärke zu verdauen, Rohrzucker zu invertieren [5]). Die Wirkung soll sehr energisch sein (Coupin bei Cardium edule). Es entstehen die gleichen Zwischenprodukte wie bei Speichelverdauung der Stärke, schließlich Glukose.

Andere Fermente konnten nicht nachgewiesen werden: Zunächst keine Protease (Coupin, Mitra, van Rijnberk). van Rijnberk untersuchte ferner erfolglos die Wirkung der in Aq. dest. aufgelösten Krystallstiele auf Fließpapier; das Fehlen einer Cytase ist freilich nach dem, was wir von Biedermann und Moritz (Arch. ges. Physiol. Bd. 73) wissen, nicht bewiesen; Schneckencytase wirkt ja auch nicht auf Fließpapier.

Die Frage, ob die uns beschäftigenden Gallertsekrete als gallertige Fermente aufzufassen sind, oder ob es sich nur um eine Gallertsekretion handelt, die auf dem Wege der Adsorption die Amylase der Mitteldarmdrüse an sich bindet, (v. Fürth, Vergl. chem. Physiol.), läßt sich um-

---

[1]) Haseloff, Mitra.

[2]) van Rynberk, Arch. ital. Biol. T. 49, 1908, S.-A.; Boll. R. Accad. med. Roma, Ann. 34, 1908, S.-A.

[3]) Coupin, Henri, C. R. Acad. Sc. Paris T. 130, 1900, p. 1214.

[4]) Mitra, S. B., Quart. Journ. micr. Sc., N. S., Vol. 44, 1901, p. 591. Barrois gibt (nach Lambling) an, daß auf 1,3225 g frischen Krystallstiels 0,4678 g eines durch Magnesiumsulfat fällbaren Albuminoids kommen, das Mucin und Chondrin ähnlich sein soll. Die Angabe von Maillard und Vlès, C. R. Soc. Biol. T. 62, 1907, p. 316, daß bei Cardium edule im Stiele eine Substanz sich befinde, die ohne Zucker zu sein Fehlingsche Lösung in geringem Grade reduziere, dürfte auf Verunreinigung mit Nahrung (siehe Bildung des Kr.) zurückzuführen sein. Coupin (Cardium edule) sowie van Rynberk (Mytilus) vermissen jede Reduktion.

[5]) Coupin, Henri, C. R. Acad. Sc. Paris T. 130, 1900, p. 1214 (Cardium edule). Die Anwesenheit einer Amylase bestätigen Mitra, S. B., Quart. Journ. micr. Sc., N. S., Vol. 44, 1901, p. 591; van Rynberk, G., Arch. ital. Biol. T. 49, 1908, S.-A. (Mytilus edulis, Mytilus galloprovincialis).

soweniger entscheiden, als die Extrakte der Mitteldarmdrüse die gleichen Fermentwirkungen zeigen (Mitra S. 604, v. Rijnberk). Wie dem auch sei: die uns beschäftigenden Gallertsekrete müssen als Amylase in gallertartigem Zustande (oder in gallertigem Milieu) aufgefaßt werden. Daraus ergibt sich ihre Leistung bei der Verdauung, die List (Fauna und Flora Nr. 27) beobachtet hat, und die wir nun kennen lernen wollen.

d) Die Rolle von Krystallstiel und dreizackigem Pfeil bei der Verdauung. Schicksal der eingeführten Nahrung.

List verfüttert seinen Mytiliden (Mytilus galloprovincialis), wie wir hörten, Tusche, die er dem Wasser, in dem er die Muscheln hält, zusetzt. Die im Mantelraum (Nahrungsstrom) zu Schleimfäden geordneten Tuschgranula werden im Ösophagus noch weiter in einen Schleimmantel gehüllt. Im Magen beobachtet man nun (2 Stunden nach Fütterung, auf Schnitten), daß sowohl Pfeil als Stiel oberflächlich in Zerfall geraten sind und die sich lösenden Gallertsubstanzen sich mit der Tusche zu einem Brei vermischt haben, der in die Mitteldarmdrüse eintritt. Überschüssige Nahrung, sowie Drüsenkot gelangen aus dem Magen in den Mitteldarm, den Enddarm und nach außen; es sei aber daran erinnert, daß Tuschkörner in die Krystallstielscheide gelangen, dem sich bildenden Stiel beigemengt werden, mit ihm also in den Magen etc. treten müssen. Daß Nahrungspartikel der Substanz des Krystallstieles beigemengt werden, wurde von mehreren Autoren bestätigt. (Mitra, Roaf.)

Im wesentlichen erleidet die Nahrung also hier das gleiche Schicksal wie bei den Schnecken. Nur wird das Ferment, mindestens Amylase und Invertase, auf sie in Form einer Gallerte appliziert. Was das zu bedeuten hat, läßt sich kaum vermuten; es sei aber darauf hingewiesen, daß bei anderen Partikelfressern, den Radiolarien (insbesondere, den Tripyleen) etwas ganz Ähnliches vorkommen soll: Gallertbildungen, offenbar fermenthaltig, nehmen innerhalb des Tieres die Nahrung in sich auf, um sie zu verdauen („Phäodellen", Häcker).

2. Andere Fermente im Magen und im Darm.

Über weitere fermentative Vorgänge in Magen und Darm sind wir so gut wie nicht unterrichtet. Fredericq [1]) untersuchte bei Mya arenaria und Mytilus edulis Extrakte des gesamten verdauenden Apparates, Mitteldarmdrüse, Darm etc. zusammen. Der Extrakt soll Fibrin ziemlich gut, bei saurer Reaktion vielleicht besser als bei neutraler oder alkalischer, verdauen.

Mittlerweile wissen wir, daß Mitteldarmdrüsenextrakte lediglich Amylase (und Invertase) enthalten (Mitra, van Rijnberk), extrazelluläre Protease kommt, mindestens für Magen und Drüsenverdauung, sicherlich nicht in Betracht.

Nach Claude Bernard [2]) soll der saure Magensaft von Ostrea eine Lipase (und eine Amylase) enthalten.

Ob außer den in den Gallertsekreten vorhandenen Kohlehydratfermenten noch ein Enzym im Magen auf die Nahrung seine Wirkung entfaltet, läßt sich mit Sicherheit nicht sagen [3]).

---

[1]) Fredericq, L., Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 391.

[2]) Bernard, Claude, Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine Paris 1855/56.

[3]) Nach Lipase ist meines Wissens im Krystallstiel nie gesucht worden.

All das wird verständlich, wenn wir erfahren, daß bei den Muscheln die Verdauung hauptsächlich endozellulär, in der Mitteldarmdrüse stattfindet.

D. Die Mitteldarmdrüse der Lamellibranchiaten.

Die Mitteldarmdrüse, die, wie gesagt, mit dem Magen, ihn teilweise umgebend, im vorderen Teile der sogenannten Fußhöhle liegt, ist eine ansehnliche, reich verästelte unsymmetrische Drüse, welche mit zwei bis mehreren Gängen in den Magen mündet. Die Zahl dieser Gänge ist je nach Art verschieden (z. B. bei Mytilus galloprovincialis rechts 6, links 4 Mündungen, auch die Mündungsstellen sind unregelmäßig). Zwischen den Tubuli oder Acini der Drüse befinden sich nach Sabatier[1]) Blutlakunen.

Ganz wie bei den Schnecken dringt die Nahrung auch hier in die Drüse. Das dürfte einmal durch die Kontraktionen des Magens, dann durch die Eigenbewegungen der Drüse geschehen. Diese Bewegungen wurden bei marinen Muscheln von Lovèn und bei Embryonen von Cyclas cornea von Ziegler[2]) beobachtet. Bei diesen letztgenannten Embryonen sind die Drüsenanlagen nichts als kugelige Darmausstülpungen, an denen sich rhythmische Kontraktionen und Erschlaffungen zeigten. Es sollen übrigens nach Carazzi die ausgebildeten Drüsengänge nur einzelne Muskelfasern unregelmäßiger Anordnung besitzen.

Bau der Drüse; Phagozytose.

Die Ausführgänge der Mitteldarmdrüse tragen noch durchaus den histologischen Charakter des Magendarmkanals: hohe, schmale Flimmerzellen, sicherlich ohne besondere Funktion. Wo der Ausführungsgang in den drüsigen Teil der einzelnen Drüsenläppchen übergeht, tritt an Stelle jenes indifferenten, ein offenkundig aktiver Zelltypus. Allein von einem gemischten Epithel, wie wir es bei Schnecken kennen lernten, ist hier keine Rede. Alle Autoren berichten von dieser einen, oder doch im wesentlichen nur von dieser einen Zellart. Sie dürfte nach List der endozellulären Verdauung dienen, während Drüsenzellen völlig zu fehlen scheinen.

Wir wollen uns zunächst den in Frage stehenden Zellen und ihrer Funktion zuwenden. Daß es sich um Elemente handle, die mit den „Körnerzellen" (Absorptionszellen) der Schnecken zu vergleichen seien, erkannte Frenzel[3]). Diese Zellen sind mit Körnern vollgestopft, die List[4]) als die phagozytierten Bestandteile der Nahrung erkannte, und neben denen nur noch Eiweißkügelchen und Fetttröpfchen zu sehen waren.

Die phagozytierten Körner liegen in einem Netz von Plasma, das um so mehr an Bedeutung verliert, je mehr Körner zur Aufnahme gelangen. Statt der Körner können auch Vakuolen vorhanden sein.

Zum Nachweis, daß die soeben vorgetragene Meinung richtig sei, beobachtete List die Vorgänge in der Mitteldarmdrüse, nachdem er zuvor Tusche oder Carminpulver verfüttert hatte. Ich lasse Lists Ausführungen wörtlich folgen (S. 290): „Auf Schnitten durch Tiere, die vor der Fixierung narkotisiert wurden, kann man beobachten, daß ein Teil der

[1]) Sabatier, Ann. Sc. nat. (6) T. 5, 1877, p. 1.
[2]) Ziegler, H. E., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 41, S. 551.
[3]) Frenzel, J., Nova Acta Leop.-Carol. T. 48, 1886, p. 81, T. 60, 1893, p. 317.
[4]) List, Th., Fauna und Flora des Golfes von Neapel Nr. 27.

mit der Krystallstielmasse vermengten Tuschekörnchen in die Magenleberkanäle tritt, dort auch noch mit Sekretstoffen vermischt wird und schließlich in die Leberkanäle gelangt. In dem Lumen der Leberblindsäckchen liegt nun die Tusche in Gestalt feinster Körnchen. Diese treten alsdann durch den Kutikularsaum in die Körnerzellen ein . . . und sammeln sich in den leeren Waben der Körnerzellen an." Zuerst bilden sie einen Wandbelag der Vakuolen, sammeln sich mehr und mehr, bis ein Korn (Klumpen) entsteht (Fig. 150).

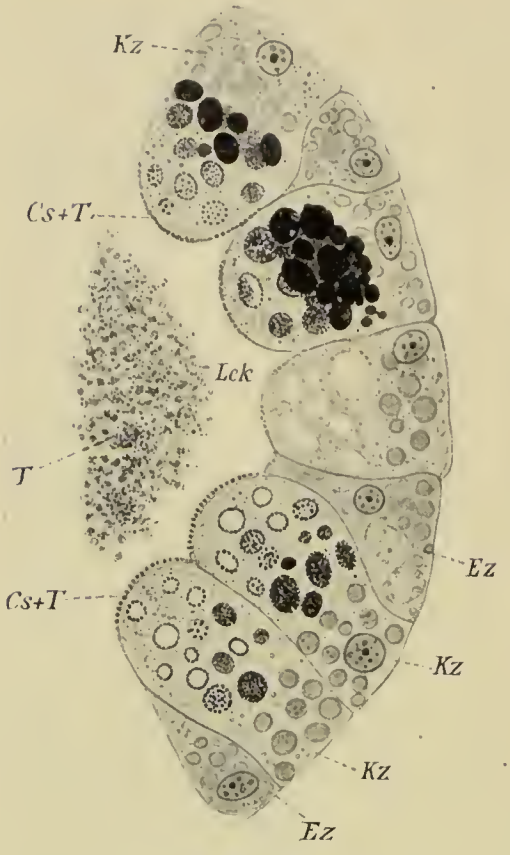


Fig. 150.

Mytilus galloprovincialis, Fragment eines Schnittes durch die Mitteldarmdrüse von einem Tiere, das 2 Stunden mit Tusche gefüttert wurde. Im Lumen des nur zur Hälfte wiedergegebenen Drüsenkanals Lek liegen Tuschekörnchen T, vermischt mit Krystallstielmasse etc. Feinste Körnchen Tusche (T) liegen ferner im Zellsaum Cs der Körnerzellen Kz. Innerhalb der Körnerzellen kommen alle Stadien der mit Tusche angefüllten Körner vor. Ez Ersatzzellen. Vergr. 700 fach (nach List).

Schon nach einigen Tagen ist die Drüse vollkommen schwarz.

Über die endozelluläre Verdauung bei den Muscheln wissen wir so gut wie nichts. List fütterte seine Exemplare von Mytilus mit Lackmuspulver und fand, daß ein Teil der Vakuolen sauer, ein anderer alkalisch reagiert.

Gibt es Sekretionszellen in der Mitteldarmdrüse der Muscheln?

Frenzel vermißt bei einer großen Zahl der von ihm untersuchten Muscheln jegliche „Keulenzellen" (Sekretionszellen der Schnecken). So bei Ostrea, Mytilus, Lithodomus, Venus, Mactra, Cardita, Cytherea und Solen. Bei Pecten, Pectunculus, Donax, Capsa, Solecurtus hingegen gibt er an, Keulenzellen gefunden zu haben. Während die Angaben, die sich auf Formen mit positiven Befunden beziehen, keine Nachuntersucher fanden, bestätigten die Forscher die negativen Resultate Frenzels. So Carazzi[1]), der von dem Drüsenepithel sagt: niemals sind Drüsenzellen darin nachzuweisen (Ostrea edulis). Auch Enriques[2]) fand nur eine Zellkategorie (p. 382), die er freilich als sekretive Elemente betrachtet; er sah nur jene auch von List beobachteten Vakuolen, deren Inhalt er für Sekret hält. Lists Resultate erscheinen demgegenüber so zwingend, daß man sich der Auffassungsweise Enriques' kaum wird anschließen wollen, zumal auch Carazzi bei Austern, die er längere Zeit in Eisenlösungen aufbewahrt hatte, Eisen in jenen Zellen fand[3]).

[1]) Carazzi, D., Internat. Monatschr. Anat. Physiol. Bd. 14, 1897, S. 117.
[2]) Enriques, P., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281.
[3]) Daß Carazzi sich den Weg des Eindringens dieses Eisens anders dachte tut hier wenig zur Sache, obiges ist jedenfalls die wahrscheinliche Erklärung seiner Ergebnisse (siehe weiter unten).

List hat nun aber in der Tat eine zweite Art Zellen gefunden: sie kommen seltener vor als die Körnerzellen und liegen entweder an der Basis des Epithels, eingeengt zwischen zwei großen „Körnerzellen", so daß sie gar nicht an das Kanallumen heranreichen, oder sie erreichen das Lumen und sind dann schmäler als die typischen Körnerzellen. Die in Frage stehenden Elemente haben im ganzen mehr embryonalen Charakter als die Phagocyten (größeren Kern, viel mit Hämalaun färbbares Plasma etc.). List hält die Elemente für Ersatzzellen (Fig. 150 Ez).

So haben wir überhaupt keinen sicheren Anhaltspunkt für die Sekretion irgend eines flüssigen Ferments[1]). Wir werden hören, daß das auch für den Mitteldarm (Dünndarm) zutrifft. Die Fermentwirkung der Drüsenextrakte kann auf endozelluläre Fermente oder eingedrungene Krystallstielmassen zurückzuführen sein (gleiche Wirkung von Extrakt und Krystallstiel). Da nur kleine Partikel aufgenommen werden, die unmittelbar der Phagocytose anheimfallen können, so ist das Vorhandensein eines Ferments neben dem Krystallstiel keine notwendige Annahme. Natürlich kann andererseits das Fehlen einer Sekretion (neben den Gallertmassen) nicht als bewiesen gelten.

E. Weiteres Schicksal der nicht ausnützbaren Bestandteile der Nahrung. Mittel- und Enddarm. Der Kot.

Die Körnerzellen (Phagocyten) vermögen nach List, Unverdauliches (Tuschekörner in ganzen Ballen) wieder auszustoßen. Auch Wanderzellen scheinen derartig unnütze Stoffe den Phagocyten abnehmen zu können, vielleicht um sie zu beseitigen (List S. 291, Mytiliden in seltenen Fällen, Carazzi, Ostrea: dem Wasser zugesetztes, von den Zellen absorbiertes Eisen [2]).

Durch Muskel- oder Flimmertätigkeit gelangen die Zellejekte und diejenigen Partikel, die nicht aufgenommen wurden, in den Magen und von da, zugleich mit den Teilen, die wie bei Schnecken in die Drüse gar nicht eintreten, in den eigentlichen Mitteldarm.

Mittel- und **Enddarm.** Die Anordnung des in Windungen liegenden Mitteldarmes ist je nach Art recht verschieden. Wir wollen zunächst ein Beispiel beschreiben, die Mytiliden.

Vom Magen verläuft der Teil des Mitteldarms, der den Krystallstiel birgt („Magendarm", List) bis zum hinteren Schließmuskel der Muschel, biegt nach vorn um (von hier an durch List als „Dünndarm" bezeichnet), läuft etwas über den Magen hinaus (unter ihm liegend), biegt dann wieder nach hinten und oben um und wird nun Enddarm genannt. Er dringt in die Perikardialhöhle ein, zieht mitten durch das Herz und läuft dann senkrecht über dem Magendarm (in gleicher Richtung wie dieser) nach hinten. Er liegt mitten auf dem hinteren Schließmuskel und mündet auf dessen hinterer Fläche. — Gerade hinter der Mündung liegt der Ejektions- (Anal-) Sipho (List, bei Mytilus galloprovincialis). Daß z. B.

[1]) Carazzi dachte daran, daß die „Magenlebergänge" der Sitz einer Sekretion seien. Enriques aber tritt dem entschieden entgegen. Es könne sich höchstens um Schleimsekretion durch Becherzellen handeln (siehe oben Lists Angabe über weitere „Sekretstoffe" in den Gängen). Fermentzellen fehlen vollkommen (Ostrea).

[2]) Nach Carazzis Ansicht sollen die Wanderzellen das Eisen von den Kiemen zur Drüse transportieren. Der von uns angenommene Weg dürfte vielleicht der wahrscheinlichere sein: von der Drüse zu den Wanderzellen.

Anodonta von dem beschriebenen Verhalten nicht wesentlich abweicht, lehrt Fig. 151. Hingegen beschreibt der Darm bei Cardium mehr Windungen, die andererseits bei Septibranchiaten gänzlich fehlen.

Spezifische Funktionen des Darmtraktes sind nicht bekannt. Das Epithel besteht aus Wimperzellen, die auf einer typhlosolisartigen Falte hoch, im übrigen niedriger sind, dazwischen finden sich zwar zahlreiche sezernierende Elemente, doch sind sie nach List (S. 272) durchaus als „Mucindrüsen" anzusehen.

Eine Aufnahme von Tusche durch das Darmepithel findet nicht statt (S. 276 Mytiliden). Carazzi hielt Austern lange Zeit in Eisenlösungen, fand aber niemals Eisen in den Zellen des Magens und des Darmes [1]).

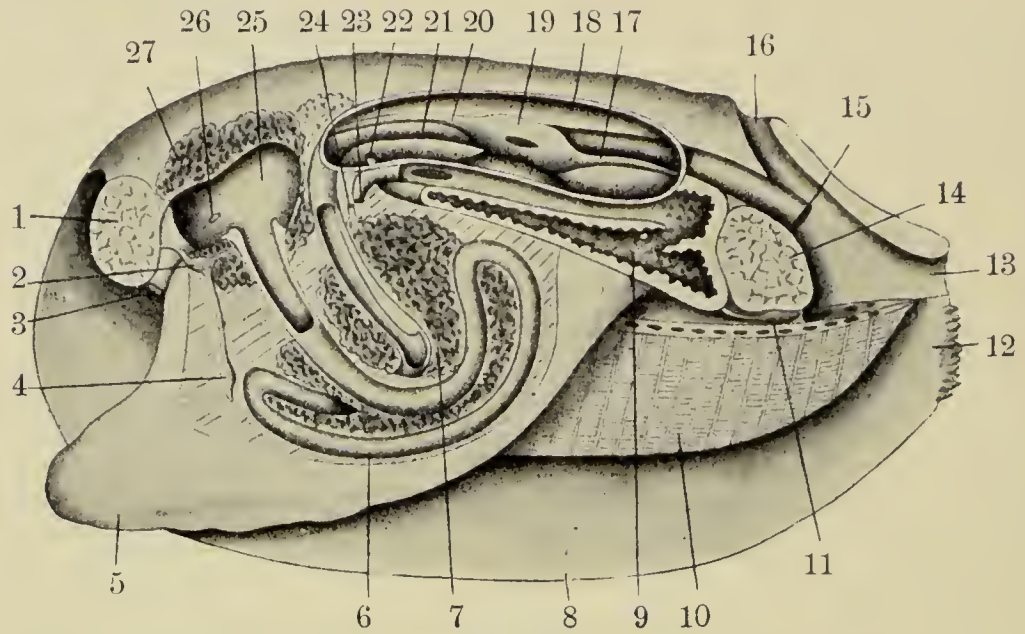


Fig. 151.

Anodonta cygnea von der linken Seite. 1 Vorderer Schließmuskel, 2 Cerebropleuralganglion, 3 Mund, 4 Pedalganglion, 5 Fuß, 6 Darm, 7 Gonade, 8 Mantel, 9 Niere, 10 Kieme, 11 Visceralganglion, 12 Einströmungsöffnung, 13 Ausströmungsöffnung, 14 hinterer Schließmuskel, 15 Anus (siehe auch Fig. 144, 11), 16 dorsale Mantelöffnung, 17 hintere Aorta, 18 Pericard, 19 Herz, 20 vordere Aorta, 21 Rektum, 22 Renopericardialöffnung, 23 äußere Nierenöffnung, 24 Geschlechtsöffnung, 25 Magen, 26 Mündung der Mitteldarmdrüse, 27 Mitteldarmdrüse (nach Parker und Haswell aus Lang-Hescheler).

Gegen die Annahme absoluter Funktionslosigkeit des Darmes wird man seine Länge sowie das Vorkommen einer Typhlosolis im Dünn- und Enddarm geltend machen.

Der Kot. In Dünn- und Enddarm „ist der Darminhalt zu einer festen Wurst zusammengeballt, die durch den Darm spiralig hindurchgedreht wird. Der Darminhalt wird durch die Tätigkeit der Wimpern weiter bewegt, wobei der von den Becherzellen abgesonderte Schleim sehr wahrscheinlich dazu dient, ihre Arbeit zu erleichtern" (List). Um zu verhindern, daß der Kot nach seiner Ausstoßung, durch die Einfuhröffnung wieder aufgenommen wird, geschieht das Ausstoßen mit sehr beträchtlicher Gewalt, so daß Carminteilchen durch das Auswurfwasser

[1]) Sabatier (Ann. Sc. nat. (6) T. 5, 1877, p. 1) spricht im Dünndarm von Mytilus von absorbierenden und sezernierenden Elementen, doch handelt es sich hierbei nur um Annahmen.

einer Flußmuschel (Unio) 40 cm weit fortgetrieben wurden. (Der Atemsipho saugt nur ein, was sich innerhalb 1,5 cm Abstand von ihm befindet.)[1])

F. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung. Reservestoffe. Chemie der Mitteldarmdrüse.

Wo die phagozytierten, endozellulär verdauten Stoffe, nach ihrer Absorption ins Plasma, hingelangen, wissen wir nicht. Wir hörten von Blutbahnen zwischen den Drüsenblindsäckchen. Die Rolle der Wanderzellen — von denen wir sahen, daß sie sich gegebenen Falles mit verfüttertem Eisen beladen — kann nicht einmal vermutet werden.

Daß Teile der verdauten Nahrung als Reserven in den phagozytierenden „Körnerzellen" gespeichert werden, läßt sich aus Lists Angaben über das Vorkommen von Eiweißkügelchen und Fetttropfen in diesen Gebilden erschließen. Der Fettgehalt der Muschelleber ist keineswegs unbedeutend. Voit[2]) fand, daß der Fettgehalt der Mitteldarmdrüse immer höher ist, als derjenige anderer Organe. Der Ätherextrakt der getrockneten Organe beträgt: Mitteldarmdrüse 9,7%, Ovar 7,9%, Fußmuskel 4,3%, Mantel 3,8%, Kieme 1,3%.

Das Vorkommen von Glykogen in der Mitteldarmdrüse ist zweifelhaft und wird nur von Krukenberg[3]) behauptet. Creighton fand Glykogen in den Leydigschen Zellen der Submukosa des Darmes und anderen Orts. In dem Auszug, den List von der Arbeit gibt, findet sich nichts über Glykogen der Mitteldarmdrüse.

Finden sich Bestandteile der Wirbeltiergalle in der Mitteldarmdrüse? Voit wies nach, daß in der Mitteldarmdrüse der Perlmuschel keine Gallensäure vorkomme (gegen Will, Müllers Arch. 1848, S. 502). Auch Gallenfarbstoffe fehlen vollkommen. Taurin soll, wie bei den Schnecken, auch hier bei Muscheln vorkommen[4]).

Anorganische Bestandteile der Drüse. Wie bei den Schnecken, so findet sich auch hier normalerweise Eisen in der Mitteldarmdrüse, dem von Dastre und Floresco wiederum hypothetisch eine Bedeutung zugeschrieben wird, die erst zu erweisen wäre[5]). Daß das Absorptionsorgan mehr Eisen enthält, als der Restkörper, ist verständlich genug. Daß für die Austern normale Eisenaufnahme in Betracht kommt, sehen wir weiter unten. Tatsächlich finden Dastre und Floresco etwa fünfmal mehr Eisen in der Drüse als im Restkörper (Ostrea, Pecten, Mytilus).

1 g Drüsentrockensubstanz enthält 0,110 mg Fe,
1 g Restkörpertrockensubstanz enthält 0,018 mg Fe.

Farbstoffe. Wir hörten schon, daß Gallenfarbstoffe vermißt wurden.

---

[1]) Wallengren, K., Lunds Universitets Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 1, Nr. 2, nach Hesse.

[2]) Voit, C., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 10, 1860, S. 470.

[3]) Krukenberg, Vergl. physiol. Studien Küste der Adria, Abt. 5, 1881, S. 58. Creightons Arbeit ist mir nicht zugänglich. Übrigens hatte Claude Bernard (Ann. Sc. nat. Zool. (3) Vol. 19, 1853, p. 332) Zucker in der Drüse bei Ostrea, Mytilus, Unio und Anodonta gefunden, doch kann dieser ebensogut aus der Nahrung als aus Glykogen stammen. Voit (l. c.) bestreitet die Angabe. Mac Munn, C. A. (Phil. Trans. R. Soc. London B. Vol. 193, 1900, p. 1) fand kein Glykogen in der Drüse, allein er fand es auch nicht bei anderen Mollusken, wo es mit Bestimmtheit vorkommt.

[4]) Karsten, Nova Acta Leop.-Carol. (21) T. 1, 1845, p. 318 (nach v. Fürth) auch Krukenberg.

[5]) Dastre, A., und N. Floresco, Arch. Physiol. Paris Ann. 30, 1898, p. 176.

Mac Munn[1]) fand bei vielen Muscheln Chlorophyll, welches naturgemäß der Nahrung angehört. Daß bei den in Frage stehenden Arten chlorophyllhaltige Nahrung eine überwiegende Rolle spielt, zeigen unter anderen Dastre und Floresco[2]), denen zufolge die Mitteldarmdrüse von Anodonta chlorophyllfrei wird, wenn man die Tiere 3 Monate in reinem Wasser (ohne grüne Pflanzenteile) hält (S. 294).

Dastre und Floresco (l. c. S. 289) untersuchen die Pigmente der Mitteldarmdrüse, und finden gleiches Verhalten wie bei manchen Schnecken: Im wässerigen Extrakt befindet sich „Ferrin", eine Eisen-Eiweißverbindung (siehe das Vorkommen von Eisen in der Drüse), die dem wasserlöslichen Pigment der Wirbelticrleber analog sein soll (Analyse?). Der wässerige Extrakt ist eine gelbe Flüssigkeit, die bei Einengung rötlich wird. Der Chloroformextrakt enthält meist Chlorophyll; daneben ein Pigment mit, im wesentlichen, kontinuierlichem Spectrum; „Cholechrom", das dem chloroformlöslichen Pigment der Wirbeltierleber wiederum analog sein soll (spektroskopisch).

Anhang: Die grünen Austern von Marenne.

In Marenne befinden sich bedeutende Austernparks, deren Austern durch eigenartige grüne Färbung ausgezeichnet sind. Sie werden je Ende September in farblosem Zustande eingesetzt. Gegen Mitte Oktober tritt die Färbung auf, erreicht Ende Februar ihren Höhepunkt, dann erfolgt Abnahme, bis Ende März oder Anfang April der Farbstoff völlig schwindet, so daß die Pigmentierung etwa mit der Ernährungsperiode der Auster (siehe Ernährung) übereinstimmt. Die Färbung beruht auf dem Auftreten intensiv grüner Granula im Plasma der Epithelzellen, vornehmlich der Kiemen, dann aber auch von Mantel, Mundlappen, Ösophagus, Mitteldarm (mit Ausschluß des den Krystallstiel beherbergenden Teiles), Enddarm, endlich in der Mitteldarmdrüse. Becher-, Sinnes- und Pigmentzellen sind stets frei von jenem grünen Farbstoff. Zwei Ansichten stehen einander gegenüber: 1. der grüne Farbstoff stamme aus der Nahrung, einer Diatomee, Navicula fusiformis var. ostrearia. 2. Der Farbstoff sei eine Eisenverbindung, welche die Tiere u. a. mit den Kiemen aufnehmen. Die letzte Auffassung vertritt Carazzi in mehreren Arbeiten.

Tatsächlich soll der Schlamm der Austernbassins eisenhaltig sein[3]). Carazzi[4]) meint, dieses Eisen und auch wohl andere Stoffe werden durch verschiedene Epithelien des Körpers (Kieme, Mantel Mundlappen, Ösophagus) unmittelbar aufgenommen und es bilde sich aus ihm eben jener grüne Farbstoff, das „Marennin". Wanderzellen nehmen den marenninbildenden Zellen die Substanz ab, bringen sie zur „Leber", deren Zellen die Amöbocyten mitsamt ihrer Fracht absorbieren, den Farbstoff aber weitgehend umgestalten, und ein der Ernährung dienendes Produkt herstellen.

Carazzi[5]) hielt, um seine Meinung zu bestätigen, nicht grüne Austern, wie wir schon hörten, in eisenhaltigem Wasser. Wenn ein Ergrünen auch nicht eintrat (Eisen soll ja nicht das einzige Bildungsmaterial sein), so gelang ihm doch der mikrochemische Nachweis des Metalls an den gleichen Stellen,

---

[1]) Mac Munn, Ch. A., Proc. R. Soc. London Vol. 35, 1883. p. 370.
[2]) Dastre und Floresco, Arch. Physiol. Paris Ann. 30, 1898, p. 289.
[3]) Chatin, A. und A. Müntz, C. R. Acad. Sc. Paris T. 118, 1894, p. 56 etc.
[4]) Carazzi, Davide, Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 12, 1897, S. 381.
[5]) Carazzi, D., Internat. Monatschr. Anat. Physiol. Bd. 14, S. 117.

wo auch der grüne Farbstoff auftritt. Auch das Eisen soll durch Wanderzellen zur Leber transportiert werden.

Diese Versuche erfuhren in der Folge zahlreiche Einschränkungen ihres Wertes. List (Fauna und Flora Nr. 27, S. 291) fand bei frisch gefangenen Muscheln auch normalerweise Eisen in den Epithelien der Kiemen, Mundlappen, von Mantelrand, Ösophagus und Niere. Auch hatte er gezeigt, daß, wenn das Marennin oder Eisen in der Mitteldarmdrüse und anderen Organen sich finden lasse, jedenfalls die Mitteldarmdrüse das absorbierende Organ sei, hingegen der Weg: Kieme (etc.), Wanderzellen, Mitteldarmdrüse, als überflüssige Annahme, kaum in Betracht komme. Darauf hatte schon Herdmann und Boyce[1]) aufmerksam gemacht, die außerdem zeigten, daß grüne Austern nicht mehr Eisen enthalten als farblose, und daß bei der nämlichen Marennaauster die grünen Teile weder absolut, noch relativ mehr Eisen enthalten als der Rest ihres Körpers. So wird man sich der älteren Auffassung zuneigen, daß das Marennin aus grünen Diatomeen der Nahrung stammt, zumal diese Auffassung durch neuere Versuche sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen hat.

Die Ansicht, daß Marennin mit dem Farbstoff der Nahrung identisch sei, stammt von Gaillon[2]) und Puységur[3]); letzterer nannte Navicula als das in Betracht kommende Nahrungsobjekt. Ray-Lankester[4]) fand, daß beide Pigmente bezüglich des spektroskopischen Verhaltens übereinstimmen. Neuerdings aber zeigt Sauvage[5]), daß man weiße Austern in einer Cuvette innerhalb 27 Stunden in typischer Weise ergrünen lassen kann, wenn man dem Wasser große Mengen der blauen Navicula zusetzt, während Kontrolltiere ohne Diatomeen in gleichartigem Wasser weiß bleiben. Die Austern, die am meisten gefressen hatten, derart, daß in ihrer blauen Umgebung ein heller Hof entstanden war, zeigten sich am intensivsten gefärbt. Der blaue Farbstoff der Diatomeen, durch Verdauung befreit, ist durch die alkalische Reaktion in den Geweben grün geworden. Der Farbstoff selbst hat mit den Chromatophoren der Diatomeen nichts zu tun, ist mit Phycocyanin überhaupt nicht identisch und ist auf das Plasma seines Trägers fixiert. Im sauren Zustande blau, genügt schon Behandlung mit Seewasser, ihn dunkelgrün zu färben[6]). (Nach Behandlung mit starken Säuren tritt violette Färbung auf. Der Farbstoff wurde von Bocat in Krystallform dargestellt.) Die Bedeutung des Pigments für die Auster und der Zweck seiner Ablagerung in den genannten Geweben ist damit natürlich in keiner Weise geklärt.

III. Die Cephalopoden (Tintenfische).

Die Tintenfische sind im Gegensatz zu den Schnecken bilateral symmetrische Tiere. Wir unterscheiden Kopf und Eingeweidesack. Der Kopf trägt, abgesehen von Zentralnervensystem, Hauptsinnesorganen, Mund und Vorderdarm, die wichtigsten Fangorgane, die 8 oder 10 Arme, die den Mund in einem Kranz umstellen. Der Eingeweidesack

[1]) Herdmann, W. A. und Rubert Boyce, Proc. R. Soc. London Vol. 64, 1899, p. 239.
[2]) Gaillon, Journ. Physique T. 91, 1820, p. 222.
[3]) Puységur, Revue maritime coloniale T. 64, 1880, p. 248.
[4]) Ray-Lankester, Quart. Journ. micr. Sc. (2) Vol. 26, 1885, p. 71.
[5]) Sauvage, Camille, C. R. Soc. Biol. Paris T. 62, 1907, p. 919.
[6]) Bocat, L., C. R. Soc. Biol. Paris T. 62, 1907, p. 1073 (Eigenschaften des Marennins).

wird zum großen Teil vom Mantel umgeben, der stets die ganze sogenannte Ventralseite einhüllt, derart, daß zwischen ihm und dem Eingeweidesack eine geräumige Mantel (Atem-) Höhle entsteht. Vorn unmittelbar hinter dem Kopfe endet der Mantel frei, so daß hier der Mantelraum mit der Außenwelt in Verbindung steht. Doch dient nicht der ganze breite Spalt, der zwischen Körper und Mantel klafft, die Ejekte (Kot, Ausatemwasser etc.) nach außen zu befördern, sondern es fügt sich in der Mitte des Spalts ein eigenartiges Rohr ein. Dieses Rohr (der „Trichter") ragt mit der hinteren größeren Öffnung in die Mantelhöhle, während die vordere Öffnung ins Freie mündet. Der Rest des Spaltes wird nur zum Einlassen von Atemwasser geöffnet. (Siehe die Figg. 153, 154.)

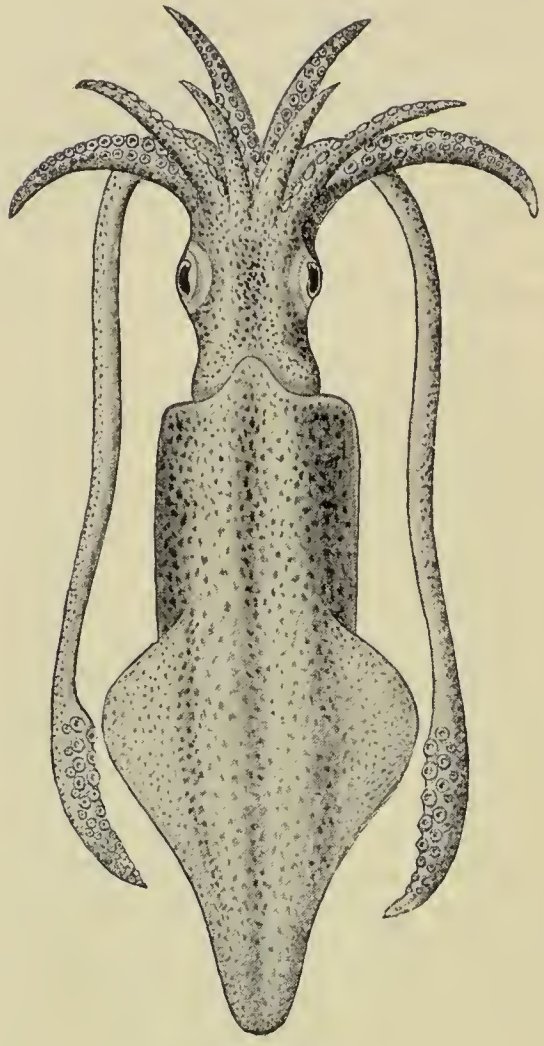


Fig. 152.

Loligo vulgaris (nach d'Orbigny). Von der Rückseite. Man sieht die zehn Mundarme, von denen die des vierten Paares als lange Fangtentakeln ausgebildet sind, ferner die Augen, den Mantelrand, die Flossen und in der Haut die Chromatophoren (aus Lang-Hescheler).

A. Die Nahrung der Cephalopoden.

Die Cephalopoden sind durchweg Räuber. Die vorwiegend auf dem Meeresboden sich aufhaltenden Arten, die Octopoden, Sepia und Nautilus leben hauptsächlich von Crustaceen, ja es gelingt Octopus, wie Kollmann in anziehender Weise beschreibt, einen großen Hummer zu bewältigen, auseinanderzureißen und aufzufressen[1]). Nach Bourquelot[2]) dienen auch Muscheln, wie Venus und Mytilus, zur Nahrung (Octopus).

Die vorwiegend schwimmenden Arten (Decapoden, Argonauta) scheinen im ganzen, Krebse in geringerem Grade als Nahrung zu bevorzugen. Bourquelot allerdings sah Sepien Garneelen, hauptsächlich „Crevettes de sable" fressen und Baglioni[3]) konnte ein Weibchen von Argonauta argo mit Exemplaren von Carcinus füttern, jedoch erst nach Entfernung der Beine, was beweist, daß diese im Wasser schwebenden Tiere an die, den Boden bewohnenden Krebse und die Bewegungen ihrer Beine nicht gewöhnt sind. So wie das erwähnte Exemplar von Argonauta (tote) Fische annahm, so dürften die anderen schwimmenden Cephalopoden (Decapoden) auch vornehmlich von Fischen leben. Im Magen von Loligo fand Johnstone neben Resten der Jungen eigener Art,

[1]) Johnstone, George, Einleitung in die Conchyliologie. Deutsch H. G. Bronn. Stuttgart, Müller 1853, Kollmann. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 26, 1876, S. 1.
[2]) Bourquelot, Arch. Zool. expér. T. 10, 1882, p. 385.
[3]) Baglioni, S., Zeitschr. Biol. Bd. 52, S. 107.

Skelettteile und Schuppen von Fischen, welch letzteren Befund ich an frisch gefangenen Tieren durchaus bestätigen kann (Loligo vulgaris, Nordsee).

B. Der Nahrungsfang.

Dem Nahrungsfange dienen in erster Linie die überaus beweglichen und kräftigen Fangarme, deren zahlreiche Saugnäpfe die Beute festzuhalten

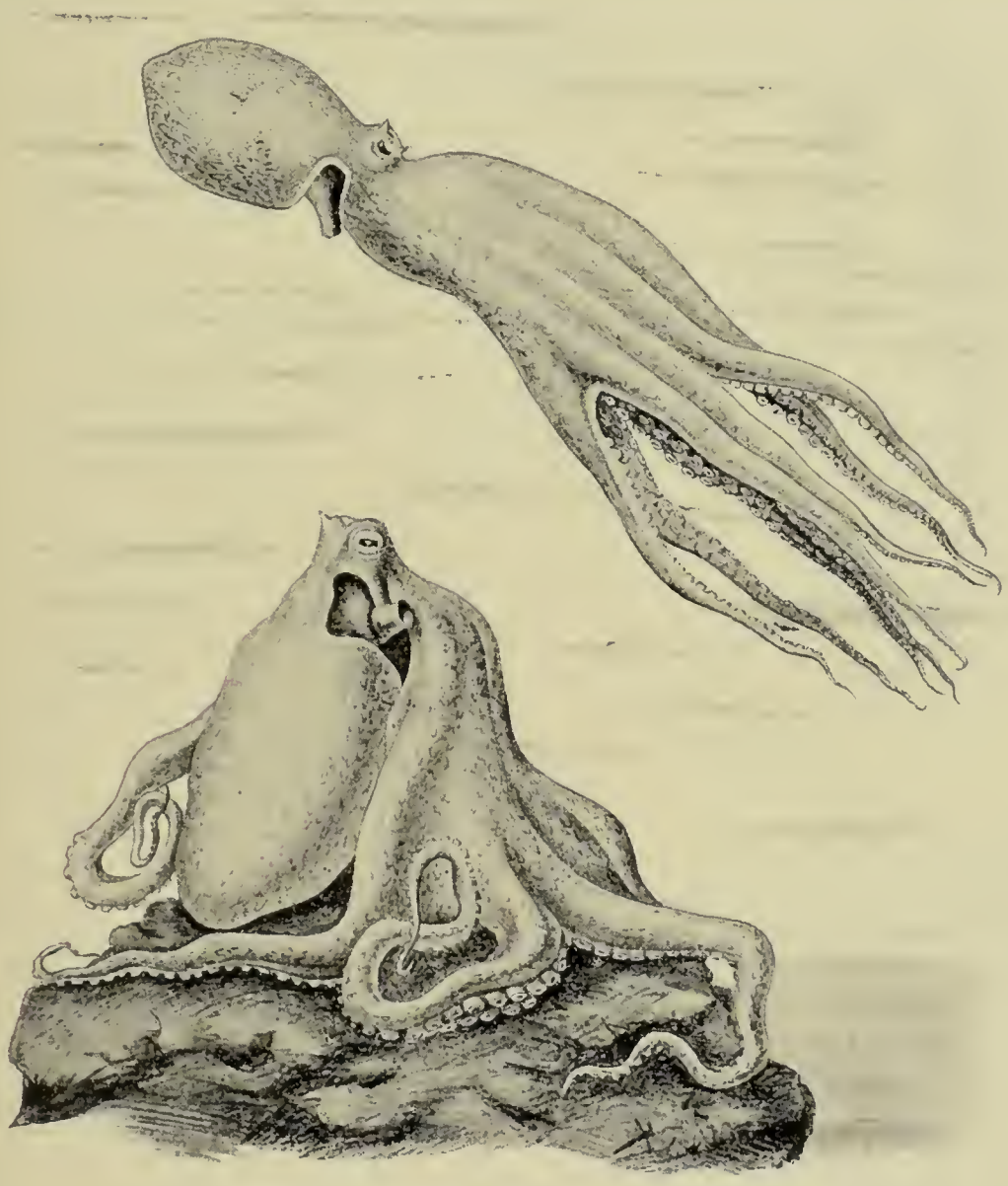


Fig. 153.

Octopus vulgaris (nach Merculiano, in „Aquarium neapolitanum"), oben in schwimmender, unten in sitzender und lauernder Stellung. Hinter dem Kopf ist der „Trichter" zu sehen (aus Lang-Hescheler).

dienen. Daß die 8 Arme der Octopoden und die 10 Arme der Decapoden den Mund kranzartig umstehen, hörten wir schon. Die Saugnäpfe bilden an ihnen eine oder mehrere Längsreihen[1]) (Figg. 152, 153).

Bei manchen Octopoden sind die Arme unter sich durch eine mehr oder weniger weit nach der Spitze reichende Membran verbunden, die

[1]) Weiteres über Arme und Saugnäpfe siehe den Abschnitt über Bewegung und Nervensystem Bd. 3.

auf den Armen, wie das Tuch eines Regenschirms auf den Spangen befestigt ist. Sie dient, die Beute bei der Nahrungsaufnahme festzuhalten: „Die Octopoden," sagt Bauer[1]), „vermögen ihre Beute schwimmend zu ergreifen, indem sie sich ihr rückwärts nähern und sie dann mit einer plötzlichen Bewegung der Arme umschlingen; oder sie kriechen auf das Beutetier zu und stürzen sich zuletzt mit einem Sprung darüber her. Darauf bildet das Tier durch Ausspannen der Haut, welche die Arme an ihrer Basis verbindet, eine Glocke und spritzt in diesen abgeschlossenen Raum Gift aus (siehe Speicheldrüsen), welches lähmend auf das Nervensystem des Beutetieres wirkt".

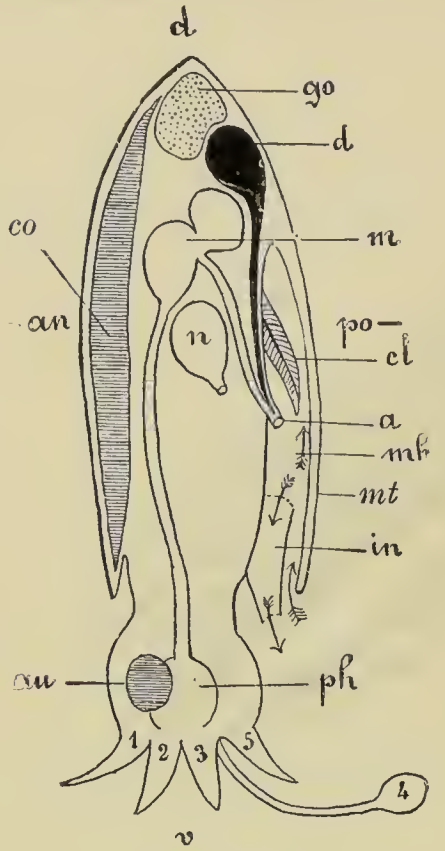


Fig. 154.

Schema von Sepia, Medianschnitt von der linken Seite, v ventral (physiologisch vorn), d dorsal (physiologisch hinten), an vorn (physiologisch oben), po hinten (physiologisch unten), 1, 2, 3, 4, 5 die fünf Arme der linken Seite, au Auge, co innere Schale, go Gonade, d Farbstoffdrüse = Tintenbeutel, m Magen, n Niere, ct Kieme (Ctenidium), a After, mh Mantelhöhle, mt Mantel, in Trichter, ph Pharynx. Die Pfeile bezeichnen den Weg des Atemwassers (nach Lang-Hescheler).

Abweichend gestaltet sich der Nahrungsfang der Decapoden. Acht ihrer Arme sind kurz, relativ kürzer als bei Octopoden, fast nie durch Membran verbunden. Daneben besitzen sie zwei lange „Fangtentakeln", die nur vorn an ihrem verdickten Ende Saugnäpfe (und Haken) tragen. In eingezogenem Zustande häufig in besonderen Kopfhöhlen verborgen (Sepia) können sie blitzschnell gegen die Beute vorgeschleudert werden[2]). Kaum hat man eine Crevette in das, eine Sepia beherbergende Becken gebracht, so sieht man diese sich der Beute zuwenden, die nicht einziehbaren Arme bewegen sich derart, daß sie vor den langen Tentakeln Platz machen, welch letztere zunächst langsam ein wenig vorgestreckt, dann aber mit einem Male vorgestoßen werden. Wie ein Pfeil durchschießen sie den Raum, der Räuber von Beute trennt, um dann langsam eingezogen zu werden, die festhaftende Beute den kurzen Armen übergebend.

Die prompte Art, in der die Cephalopoden auf die Anwesenheit der Beute reagieren, beweist, wie genau die hochentwickelten Sinnesorgane den Räuber über diese Anwesenheit orientieren. Daß neben den Augen das Riechorgan die wichtigste Rolle spielt, beweist Baglioni[3]).

C. Die Nahrungsaufnahme und ihre Organe.

1. Lippen, Kiefer und Pharynx (Fig. 155).

Die Organe der Nahrungsaufnahme, Lippen, Kiefer, Pharynx mit Radula sind denen sehr ähnlich, die wir bei den Schnecken kennen lernten.

---

[1]) Bauer, Viktor, Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 19, 1909, S. 149.
[2]) Bert, Paul, Mém. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux T. 5, 1867, p. 119.
[3]) Baglioni, S., Zentralbl. Physiol. Bd. 22, 1909.

Die Lippen sind hier eine, mit zottigem kreisförmigen Loch versehene Membran, die sich irisartig über die Kiefer legt und diese, sich schließend bedeckt; öffnet sich jenes Loch in der Membran, so treten die Kiefer zur Nahrungsaufnahme frei zutage.

Der Pharynx ist durch breite Rückziehmuskeln am Kopfknorpel befestigt. Seine Vorderkante bildet wie bei den Schnecken Kiefer, indem er sich unter der Lippe, an zwei gegenüberliegenden Stellen zu hakenförmigen muskulären Zapfen vorstreckt, die je vollkommen mit einer chitinigen Scheide, beide zusammen von der Form eines Papageischnabels, umkleidet sind. Statt der Schneide bei Schnecken haben wir es hier also mit einem spitzen Hakenpaare zu tun; der untere Haken ist am breitesten und tritt am meisten vor, während der Oberkiefer, kürzer und schmäler, in die gewölbte Höhlung des Unterkiefers paßt [1]). Über die Bedeutung der Kiefer wie überhaupt der Organe der (mechanischen) Nahrungsaufnahme, wissen wir, da der Vorgang des Fressens schwer zu beobachten ist, sehr wenig. Heinrich [2]) ist der Ansicht, daß die Kiefer weder zum Angriff auf die Beute, noch wesentlich zu ihrer Zerkleinerung dienen, vielmehr wäre ihre Hauptfunktion, das Fraßobjekt festzuhalten, während es der Radulawirkung ausgesetzt ist. Große Bissen werden angeblich überhaupt nicht aufgenommen. Das mag in vielen Fällen zutreffen. Allein ich fand im Magen von Loligo vulgaris Stücke der Wirbelsäule kleiner Fische, Stücke, die etwa 3 mm Länge aufwiesen. Das Fleisch war verdaut; es ist aber anzunehmen, daß die ursprünglichen Bissen das Fleisch noch in vollem Umfange besassen, da sonst die Skelettteile nicht aufgenommen worden wären. Das müssen also doch beträchtliche Bissen gewesen sein, und es ist nicht recht einzusehen, wie die Fische in solche Stücke durch die Radula allein hätten zerlegt werden können. Eher wird man an eine Schneidewirkung von seiten der Kiefer denken, trotz des nicht Aufeinanderpassens ihrer Schneiden.

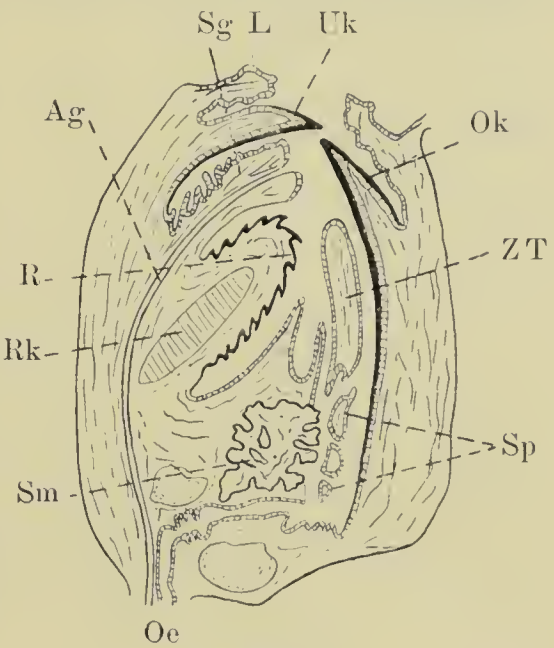


Fig. 155.

Sepia officinalis. Schematischer Längsschnitt durch den Pharynx. L Lippe, Ag Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüsen, Sp Ausführungsgang der Submandibulardrüse, Sm Submandibulardrüse, Oe Ösophagus, Ok Oberkiefer, Uk Unterkiefer, R Radula, Rk Radulaknorpel, Sg Subradularorgan, ZT Zungentasche (nach Boutan aus Biedermann).

Zunge und Radula. Die Form der Zunge, als löffelförmiges Gebilde, die Kellenhöhlung, eine Fortsetzung der Radulatasche, nach hinten gerichtet, der obere scharfe Rand als schneidende Kante, überzogen von einer, aus der Radulascheide kommenden Radula, wiederholt im Prinzip dasjenige, was wir bei Schnecken kennen lernten. Auch hier ist die muskuläre Wand des Löffels von einem, wohl elastischen Knorpel ge-

[1]) Also umgekehrtes Verhalten wie beim Schnabel etwa eines Papageis.

[2]) Heinrich, H., Zeitschr. Naturw. Bd. 77, T. 2., 1904, S. 1. Siehe daselbst auch die hier weggelassenen Details, z. B. über die Anordnung der Kiefermuskulatur.

stützt. Die Zähne der Radula stehen in mehreren Reihen und ihre Spitzen sind nach hinten gerichtet. Die Zähne sind ziemlich lang, spitz-hakenförmig und sehr hart. Die Bewegungen der Zunge dürften im wesentlichen die gleichen sein, wie bei der Schnecke; beobachtet wurde das noch nicht. Die Zungenspitze (Löffelkante) dürfte von unten vorn, nach oben hinten gehen, raspelnd und das Geraspelte nach hinten in den Ösophagus befördernd.

Die Mechanik der Bewegung kann hier nur angedeutet werden. Wie ich nach der Arbeit Heinrichs und eigenen Präparaten (Loligo) glaube sagen zu dürfen, unterscheidet sie sich um ein Geringes von der Mechanik, die wir bei den Schnecken kennen lernten. Fanden wir bei der Schnecke eine Reihe fester Punkte, die außerhalb des Zungenapparates

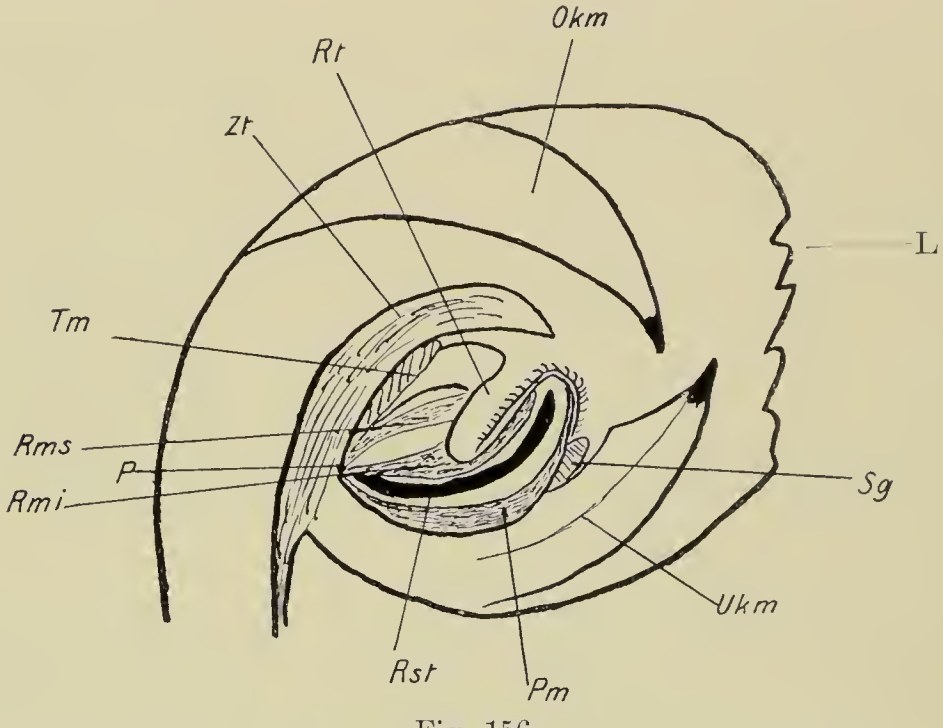


Fig. 156.

Sagittaler Medianschnitt durch den Pharynx von Loligo (schematisch). L Lippe, Okm Oberkiefermuskel, Ukm Unterkiefermuskel, Zt Zungentasche, Tm Tensor radulae, Rms Retractor radulae superior, Rmi Retractor radulae inferior („Papillarmuskel"), Rt Radulatasche, Rst Radulastütze, Pm Protraktormuskel, Sg Subradularorgan, P fester (Stütz-)Punkt des Zungenapparates (nach einer Fig. von Heinrich).

lagen (für die Protraktoren, und den vorderen (unteren) Papillarmuskel), so habe ich hierüber bei Cephalopoden keine entsprechenden Angaben gefunden. Das Ende des Stützknorpels liegt hier unter und hinter der Radulatasche, so daß deren Ende, zwar auch Muskeln zum Ansatz dienend, kein fester Punkt für einen Rückziehmuskel sein kann. Es ist ja sehr wahrscheinlich, daß auch bei der Schnecke die Beugung der Radula durch bogenförmige Spannung des Knorpels eine wichtige Komponente der Gesamtbewegung ist. Hier bei Tintenfischen scheint sie mir noch wichtiger. Die Muskeln, die wir bei Schnecken als Radulaspanner kennen lernten und die hier teilweise Pro- und Retraktoren heißen, legen sich, vom unteren hinteren Ende des Knorpels ausgehend, auf den Zungenapparat und dienen entweder, die Zunge zu der uns bekannten Bewegung, in sich zu krümmen und zu strecken, oder die Radula, an deren Enden sie inse-

rieren, über die Stütze, in gleicher genannter Richtung, hin- und herzuschieben [1]).

Folgende wichtigste Muskelgruppen leisten die angedeutete Arbeit (Fig. 156):

Vorstoß. 1. Median, die Zunge von unten umkleidend an den unteren Rand der Radula sich ansetzend, der Protractor radulae Pm.

2. Seitlich. Links und rechts davon der paarige, von unten seitlich und außen den Zungenapparat umschließende, an die Seitenenden der Radula sich ansetzende Tensor Tm.

Rückzug. 1. Median. Der „Papillarmuskel[2])", der aber hier vom hinteren unteren Ende der Stütze median zu dem Teile der Radula geht, der teilweise noch in der Radulatasche liegt, Retractor radulae inferior Rmi.

2. Seitlich, die paarigen Rückziehmuskeln, auf den Flanken der Löffelkelle, mit den Seitenteilen der teilweise noch in der Tasche befindlichen Radula verbunden Rms.

Alle diese Muskeln entspringen vom hinteren-unteren Endpunkt (Kante ist, räumlich gesprochen, richtiger) des Stützknorpels, im hinteren Pharynxboden P.

Die „Zungentasche" (Zt, Heinrich). Wir haben eines weiteren Unterschiedes zwischen dem Pharynx der Schnecken und der Cephalopoden zu gedenken: Ob bei Helix das Pharynxdach der Radula irgendwie als Widerlager dient, ist zweifelhaft. Bei den Cephalopoden sind zwei besondere Muskelblätter, paarige Ausstülpungen des Pharynxbodens ausgebildet, die den ganzen Zungenapparat umhüllen, als nähme man diesen zwischen die beiden Hände: die „Zungentasche". Oberhalb der Zunge neigen die Blätter einander zu und berühren sich in der mittleren Sagittalebene mit zwei freien, wulstig verdickten Rändern. Ich konnte an diesen Wülsten vorn, der Zunge zugekehrt, bei Loligo, feine, nach hinten gerichtete Spitzen mit der Lupe erkennen, und glaube, daß diese Muskelblätter die Nahrung gegen die arbeitende Radula zu drücken, berufen sind. Vorn lassen diese Muskelblätter die Radulaspitze naturgemäß frei. Ob das stark chitinisierte Pharynxdach, der „Innenbacken" des Oberkiefers, etwa nach Auseinanderweichen der Zungentaschenblätter auch als Widerlager für die Radula in Betracht kommt, weiß ich nicht.

2. Die Speicheldrüsen.

Zwischen Zunge und Lippe ragt median in das Pharynxlumen ein beweglicher Zapfen, das Subradularorgan (es erhält zum Teil Fasern aus dem Protractor radulae). An seinem distalen Ende mündet der Ausführungsgang der wichtigsten „hinteren" Speicheldrüsen (Fig. 155, 156 Sg).

Die beiden hinteren Speicheldrüsen selbst. liegen als rundliche Körper in einiger Entfernung vom Pharynx und hinter dem Kopfknorpel rechts und links vom Ösophagus (Fig. 157, 8, 29). Die beiden Ausführgänge vereinigen sich bald und der gemeinsame Schlauch begleitet den Ösophagus, tritt hinten ventral in den Pharynx, durchzieht dessen Muskulatur und mündet auf dem Subradularorgan vor der Zunge (s. auch Fig. 159 HS).

[1]) Die letztere Auffassung, von Heinrich, l. c. S. 19 vertreten, scheint mir weniger wahrscheinlich.

[2]) Wenn ich Heinrich recht verstehe, nennt er den „Papillarmuskel" auch Retractor inferior, im Gegensatz zu dem paarigen, dem R. superior.

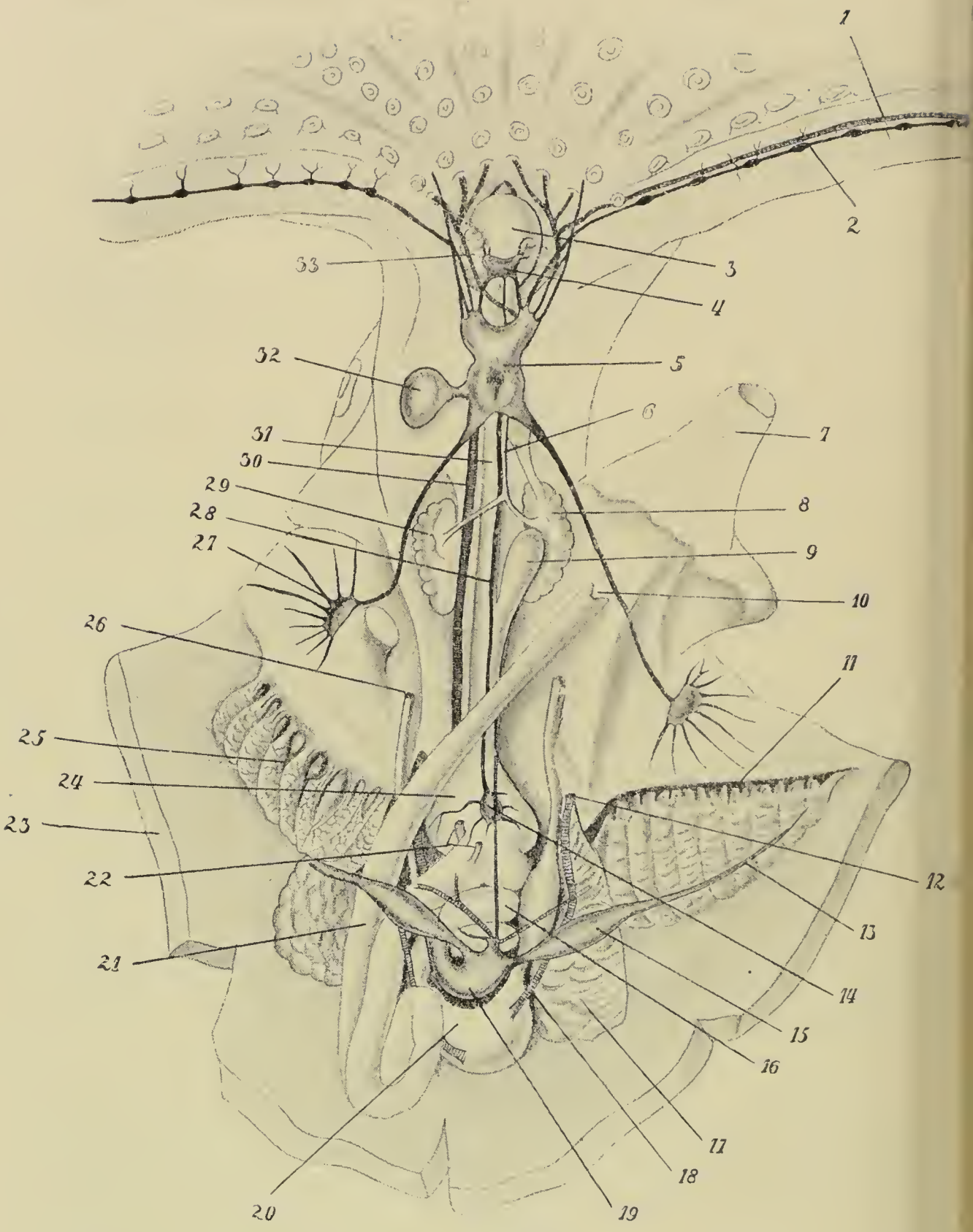


Fig. 157.

Anatomie von Octopus. Körper von unten aufgeschnitten, Mantel nach rechts und links zurückgeklappt, Leber entfernt. 1 Armarterie, 2 Armnerv, 3 Pharynx, 4 Buccalganglion, 5 Cerebralganglion, 6 Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüsen, 7 Trichter, 8 hintere Speicheldrüsen, 9 Kropf, 10 After, 11 zuführendes Kiemengefäß (Kiemenarterie). 12 Öffnung der linken Niere, 13 abführendes Kiemengefäß (Kiemenvene), 14 Ganglion gastricum, 15 linker Vorhof des Herzens, 16 Spiralcoecum des Magens, 17 Nierensack, 18 Wasserkanal, 19 Herzkammer, 20 Ovarium, 21 Enddarm, 22 Ausführungsgänge der Verdauungsdrüse (Leber), nahe der Einmündung in den Darm abgeschnitten, 23 Mantel, 24 Magen, 25 rechtes Ctenidium, 26 Öffnung des rechten Eileiters, 27 Ganglion stellare, 28 Nerv zum Ganglion gastricum, 29 hintere Speicheldrüsen, 30 Aorta, 31 Ösophagus, 32 Ganglion opticum, 33 vordere Speicheldrüsen (aus Lang-Hescheler). Die Organe, die zur Ernährung in Beziehung stehen, sind in dieser Erklärung durch Sperrdruck hervorgehoben.

Außer diesen, finden sich noch sogenannte „vordere Speicheldrüsen" (33, Fig. 159, VS). Bei Octopoden handelt es sich stets um ein Paar drüsiger Elemente, die dem Pharynx hinten dicht anliegen (zwischen Pharynx und Kopfknorpel). Sie münden in den pharyngealen Abschnitt der Speiseröhre. Bei den Decapoden ist dieses Drüsenpaar, wenn vorhanden, kleiner als bei Octopoden, ja es kann in dieser Form fehlen; so bei Sepia u. a. Doch findet sich bei Sepia im Pharynx selbst eine unpaare Drüse, die „Submandibulardrüse" (Livon, nach Bauer), die in das Lumen des Pharynx mündet (Fig. 155, Sm, Sp).

Mit der Beute kommt zuerst das Sekret der vorn mündenden, hinteren Drüse in Berührung; mit ihr wollen wir uns zuerst beschäftigen.

A. Physiologie der hinteren Speicheldrüse.

a) Die Natur des Sekretes[1]). Das reine Sekret von Octopus macropus ist eine trübe, leicht tropfbare, nicht fadenziehende (siehe unten über den Mucingehalt) Flüssigkeit von saurer Reaktion[2]). Unter dem Mikroskop erkennt man zahlreiche, große, kugelige Körper darin, die in gleicher Weise als Sekretkörner in den Drüsenzellen gefunden werden. (Hyde fand übrigens, daß der Saft zuerst klar, erst später trüb aus dem Ausführungsgang abläuft.) Bei mehrstündigem Stehen an der Luft klärt sich das Sekret, dadurch, daß sich eine zusammengeballte Masse am Boden absetzt. In verdünnter Essigsäure klar, in verdünntem Alkali mit Trübung löslich, gibt der Saft mit konzentriertem Alkali einen starken Niederschlag (vielleicht auf Kosten der in ihm enthaltenen Salze, Hyde). Das Sekret gibt alle Reaktionen der Eiweißkörper. Beim Kochen gerinnt es wie Eierklar; trocknet man den Niederschlag, so erhält man eine helle, leicht gelblich gefärbte, spröde Masse. Die trockene organische Substanz beträgt 8,4—19,8%, die Asche 2,4—3,4%, der Rest ist Wasser (Krause). In der Asche ist Phosphorsäure nachzuweisen (Hyde). Im Gegensatz zu Octopus macropus soll nach Hyde der Speichel von Octopus vulgaris und Eledone einen durch Essigsäure fällbaren Körper, wohl Mucin enthalten. Er ist denn auch fadenziehend. Auch Bourquelot[3]) fand den Saft bei Octopus vulgaris und Sepia officinalis sehr viskös, doch gelang ihm der Mucinnachweis bei Sepia nur in Spuren. Griffiths[4]) hinwiederum behauptet, mit Essigsäure und „several wellknown tests" das Vorhandensein von Mucin bei Sepia officinalis dargetan zu haben.

Ehe wir die biologische Bedeutung des Sekrets kennen lernen, ist es vorteilhaft, einiges über seine Sekretion zu erfahren.

b) Die Sekretion des Speichels der hinteren Drüsen.

α) Der Bau der Drüsen. Die hinteren Speicheldrüsen von Octopus vulgaris und Eledone moschata sind nach Rawitz[5]) tubulöse Gebilde, d. h. „ein einziger, vielfach verzweigter Schlauch" mit (peri-

[1]) Krause, Rudolf, Zentralbl. Physiol. Bd. 9, 1895, S. 273; Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin, Jahrg. 1897, S. 1085; Hyde, Ida H., Zeitschr. Biol. Bd. 35, 1897, S. 459, beide bei Octopus macropus.

[2]) Bei Reizung der Drüse fließen die letzten Tropfen neutral, ja schwach alkalisch ab. Nach Hyde soll das Drüsensekret übrigens alkalisch, höchstens amphoter reagieren.

[3]) Bourquelot, Arch. Zool. expér. (2) T. 3, 1885, p. 11 (siehe auch ibid. T. 10, 1882, p. 397).

[4]) Griffiths, A. B., Proc. R. Soc. London Vol. 44, 1888, p. 327.

[5]) Rawitz, B., Arch. mikr. Anat. Bd. 39, 1892, p. 596; vgl. auch Livon, Journ. Anat. Physiol. T. 17, 1891; Joubin, Arch. Zool. expér. (2) T. 5 bis, Suppl. 1890, Mém. 4.

pherisch) zahlreichen blinden Enden. Im drüsigen Teil des Schlauchsystems finden sich zweierlei Sekretzellen nebeneinander, basophile Schleim- und acidophile „Eiweißzellen". Es gibt aber auch Einzelschläuche, die lediglich Schleim- und solche, die lediglich Eiweißzellen aufweisen. Wie zu erwarten, fehlen bei Octopus macropus, dessen Speichel mucinfrei ist, nach Krause [1]) auch die Schleimdrüsenzellen (Färbung mit Mucicarmin, Thionin, Methylenblau, S. 1091).

β) Die Sekretionserscheinungen in den Zellen (nach Rawitz). 1. Mucinzellen. Das granuläre Plasma wird homogen, nimmt statt des Oranges mehr und mehr das Hämatoxylin bis zu veilchenblauer Tinktion an; der hiermit fertige Schleim wird in das Lumen entleert; ein Rest Plasma mit Kern bleibt zurück. 2. Eiweißzellen:. Umgekehrt wie beim Mucin bilden sich hier zunächst gröber und gröber werdende Granula, die dann, sich lösend, zu verschieden großen Tropfen zusammenfließen, die schließlich, bis auf einen kleinen Plasmarest, die Zellen anfüllen. Die Tropfen werden ausgestoßen. Beide Sekrete vereinigen sich (in den gemengten Schläuchen), ohne sich zunächst zu vermischen.

Auch in den Ausführgängen soll Sekretion stattfinden, und zwar einer mutmaßlich salzhaltigen Flüssigkeit, die sich obigem Sekret beimengt.

Nach Krause sind Drüsencöka und Ausführgänge mit (bei letzteren sehr kräftiger) Muscularis versehen.

γ) Physiologie der Sekretion. Sekretmenge (Krause). Das Speicheldrüsenpaar eines Octopus macropus, dem man in den gemeinsamen Gang eine Glaskanüle einführt, und das man elektrisch reizt, liefert 20—30% seines Gewichtes an Sekret. Selbst die herausgeschnittene Drüse in trockener Schale liefert noch 15—20%.

Als absolute Mengen mögen folgende Zahlen genügen: Die Drüsen haben eine Länge von 4—5 cm, nach Hyde bis 6 cm. Während kleine Drüsen nur 2,2 g wiegen, fand Krause bei Octopus macropus Drüsen von zusammen 16,573 g, nach Reizung gewogen; letztere lieferten 4,563 g, erstere 0,805 g Speichel.

Sekretion auf Reiz. Bei Einführung der Kanüle in den Ausführgang steigt nur eine kleine Menge Saft in jene. Erst Reizung bedingt die Absonderung größerer Quanten. Die Drüse ist reich innerviert, und untersteht dem Buccointestinalganglion. Bei elektrischer Reizung fließt der Saft zunächst schnell ab, später langsam. Nach 1—1½ Stunden muß man die Stromstärke steigern, nach 2—3 Stunden ist die Drüse erschöpft. Gifte, welche bei Wirbeltieren Drüsensekretion hervorrufen, erweisen sich bei Octopusspeicheldrüsen unwirksam.

Der Speichelfluß auf Reizung hin ist sicherlich teilweise der Muskelverkürzung, also einem Ausquetschen der Schläuche zuzuschreiben. Das konnte Krause unmittelbar an durchsichtigen Drüsen wahrnehmen (l. c. Akad. Berlin 1897, S. 1093, O. defilippi, aber auch an gereizten Rasiermesserschnitten der Drüsen von Octopus macropus). Bei Reizung sieht er ruckweises Vorwärtsbewegen des Sekrets im Lumen (alle 20—60 Sek.). Die Muskulatur zieht sich hierbei langsam, häufig in Form peristaltischer Wellen zusammen. Die Muskulatur wirkt aber auch auf die Entleerung der reifen Sekretgranula aus den Zellen, die „von dem Sekretstrom gleichsam mitgerissen werden". Ida Hyde sucht fernerhin durch Argu-

[1]) Krause, Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin, Jahrg. 1897, S. 1085.

mente zu beweisen, daß der Nervenreiz auch unmittelbar auf die Drüsenzellen wirke, Sekretbildung befördernd. Am besten zeigt sich das übrigens, wenn man Drüsen aus ihrer Zirkulation herausnimmt und in verschiedenen Flüssigkeiten untersucht:

Die Speicheldrüsen außerhalb des Zusammenhanges mit der Zirkulation. Daß die Drüse in trockener Schale, durch Reizung zur Sekretion gebracht, wie zu erwarten, weniger Sekret bildet, als im Zusammenhange mit der Zirkulation, hörten wir schon. Es genügt aber, die Drüse in eine Schale mit Octopusblut zu legen, um einigermaßen normale Quanten zu erhalten:

Normal 20—30 %,
in trockener Schale 15—16 %,
in einer Schale mit Blut 23 % des Drüsengewichts, im Durchschnitt.

Auch die organischen Bestandteile sind, wenn sich die Drüse bei der Reizung in Blut befindet, um 1% höher als bei Trockenreiz.

Wir sehen also, die ausgeschnittene Drüse vermag, ohne daß Zirkulation bestünde, Blut aufzunehmen und zur Sekretion zu verwenden. Sobald unter den in Frage stehenden Bedingungen „die Elektroden an den Ausführungsgang angelegt werden, saugt die Drüse den größten Teil des Blutes in sich ein, wie ein trockener Schwamm". Etwas später als dieses Einziehen, beginnt die Sekretion, die dann auch das Aufnehmen von Flüssigkeit überdauert (alles nach Krause, doch erzielte Hyde ähnliche Resultate). Ich wies darauf hin, daß Ida Hyde durch solche Versuche auch ihre Behauptung stützt, daß die elektrische Reizung die Gesamtsekretionstätigkeit der Zellen anregt (sie zeigt auch, daß das Gewicht der gereizten Drüse plus ihres Sekretes viel höher ist, als das der ruhenden Drüse). Nimmt man Seewasser statt Blut, so sind die Resultate viel weniger günstig, doch kann auch Seewasser von der Drüse aufgenommen werden, das beweist die gleichzeitige Aufnahme und Abscheidung von, dem Seewasser zugesetzten Farbstoffen (Krause), und Hyde fand bei Drüsen, die in Seewasser gereizt wurden, beträchtliche Aufnahme von Wasser [1]).

c) Die Bedeutung des Sekrets der hinteren Speicheldrüsen bei der Nahrungsaufnahme. Schon längst war den Beobachtern Zweierlei bei der Verspeisung einer Krabbe durch Octopoden aufgefallen: α) Die Krabbe, wie angegeben gefangen, unter der Armhaut mit den proximalen Saugnäpfen der Arme festgehalten, wird gegen den Mund gedrückt und stirbt ohne nachweisliche Verletzung, nach einigen Zuckungen mit den Extremitäten, innerhalb kurzer Zeit. β) Octopus ist imstande, sich der Muskeln der abgebrochenen Carcinusbeine zu bemächtigen, obwohl die Organe der Nahrungsaufnahme nicht geeignet sind, sie rein mechanisch aus den engen Röhren zu entfernen [2]). Ähnliches gilt für Muscheln, wie Schmidt

[1]) Vgl. auch Bottazzi, Fil. und Paolo Enriques, Sulle proprietà osmotiche delle glandole salivari posteriori dell' Octopus macropus nel riposo ed in seguito all' attività secretoria. Ric. Fisiol. Luciani. Milano. Soc. editrice Libraria 1900. p. 219-242. (Zool. Jahresber.) Fleig, Charles et Etienne de Rouville, Origine intra-glandulaire des produits toxiques salivaires des céphalopodes pour les crustacés. Toxicité comparée du sang, des extraits de glandes salivaires et d'extraits de foie des céphalopodes. Bull. Acad. Sc. Lettr. Montpellier 1911, p. 98.

[2]) Schmidt, Oskar in Brehms Tierleben, Aufl. 3, Bd. 10, 1893, S. 265; Krause, R., Zentralbl. Physiol. Bd. 9, 1895, S. 273.

an dem stets etwas offenen Cardium edule, Fischer[1]) aber an Pectunculus fand, der vor, wie nach der Mahlzeit fest geschlossen war. Dabei war die Pectunculusschale völlig leer, aber unverletzt (innerhalb ¾ Stunden). Der Lösung beider Probleme sind wir heute näher gekommen: wir wissen, daß das Sekret der hinteren Speicheldrüsen ein Gift und eine Protease enthält, daß die Beute sicher vergiftet, ihr Fleisch aber mit einiger Wahrscheinlichkeit in der eigenen Schale oder dem eigenen Panzer gelöst wird, so daß das Lösungsprodukt dann von dem Tintenfisch eingesogen werden kann.

α) Der Speichel als Gift. Lo Bianco[2]) hatte darauf aufmerksam gemacht, daß es sich bei dem plötzlichen Absterben der gefangenen Krabben um eine Vergiftung handle. Krause brachte dann den definitiven Beweis (l. c. S. 276). Er hatte gesehen, daß wenn man auch sehr bald nach dem Fange, dem Pulp die Krabbe abnimmt, diese dem Tode nach wenigen Beinzuckungen verfallen ist. Injektionen mit Speichel, der vermittelst einer Kanüle gewonnen wurde, töten einen „Taschenkrebs" in gleicher Weise. Ja, es genügt, den Speichel auf dessen Kiemen zu spritzen, wenn auch dann die Wirkung eine viel langsamere ist. Das ist insofern besonders interessant, als zum Töten seiner Beute, Octopus dieser keine nachweisliche Verletzung beibringt, wie wir sahen. Zudem hat v. Üxküll[3]) beobachtet, daß Eledone einen Saft — offenbar diesen Speichel — 20 cm hoch in die Luft zu spritzen vermag. Auch Fröschen, ja zuweilen Kaninchen gegenüber ist das Gift wirksam. Es ist durchaus als Nervengift zu betrachten, das auf das zentrale (für Kruster auch Livon und Briot 1905) und auf das periphere System, zunächst klonische Zuckungen[4]), dann Tetanus erzeugend, endlich lähmend wirkt. Im Zustande der Lähmung lassen sich beim Frosch mit den stärksten Strömen auch vom N. ischiadicus aus keine Muskelzuckungen mehr auslösen[5]). Immerhin ist die zentrale Wirkung des Giftes die promptere und ausgesprochenere; sie ist schon perfekt, wenn der Ischiadicus (Frosch[6])) oder der Scherennerv der Kruster (Livon und Briot) direkt noch reizbar ist[7]).

Das Herz wird von dem Gift nicht beeinflußt (Frosch, Krause, Kruster, Livon und Briot). Die Vergiftungsdauer einer Krabbe bei der normalen Tötung durch Octopus vulgaris beträgt nach Baglioni 1—2 Minuten.

Neben Octopus besitzen nach Livon und Briot auch folgende Cephalopoden ein Gift in der hinteren Speicheldrüse: Loligo vulgaris, Sepia officinalis. Das Gift ist wirksam einmal für eine Reihe weiterer Crustaceen, für die genannten Wirbeltiere, nach Baglioni aber auch, wenn auch in beschränktem Maße, für Fische.

[1]) Fischer, H., Bull. sc. France. Belgique T. 24, 1892, p. 1 (n. Biedermann).
[2]) Lo Bianco, Salv., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 13, 1898, S. 530.
[3]) v. Üxküll, J., Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere. Wiesbaden, Bergmann 1905, S. 121.
[4]) Nach Baglioni (Zeitschr. Biol. Bd. 52, S. 130) gehen der Lähmung bei Carcinus und Portunus nur klonische Krämpfe voraus.
[5]) 1905, also 10 Jahre nach Krause, machte Briot, sowie Livon und Briot mit Extrakten der Drüsen ähnliche Erfahrungen (C. R. Soc. Biol. Paris T. 58, 1905, p. 384, 386, 878, siehe auch p. 429). Livon und Briot, Journ. Physiol. Path. gén. T. 8, 1906, p. 1). Bezüglich einiger weiterer Angaben, die mittlerweile zum Teil von Henze widerlegt wurden, sei auf diese Arbeiten verwiesen.
[6]) Krause, R., Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1897, S. 1085.
Auch Baglioni, S. Zeitschr. Biol. Bd. 52, S. 130.

Das giftige Prinzip des Speichels ist nach Henze[1]) in Alkohol löslich (durch Alkohol extrahierbar), siedebeständig, aus alkalisch gemachter Lösung läßt es sich mit Wasserdampf übertreiben. Es läßt sich durch Alkaloidreagenzien (Phosphorwolframsäure, Jodkalium, Jodquecksilber etc.) fällen, ist daher höchst wahrscheinlich als Alkaloid anzusehen[2]). Bei Octopus vulgaris konnte es als weiße krystallinische Blättchen, bei Octopus macropus nur als firnisartige bräunliche Masse gewonnen werden. Das isolierte Gift hat die gleiche Wirkung wie das Sekret (auch Baglioni), während andere Stoffe des Sekrets: Taurin, sowie eine weitere Base, für Kruster ungiftig zu sein scheinen.

Baglioni hingegen fällt die Identität der Wirkungsweise des Giftes mit derjenigen von Phenolderivaten (Karbolsäure, Anilin, Phloroglucin) an gleichen Objekten auf. Das läßt ihm „die Annahme sehr wahrscheinlich erscheinen, daß der Speichel von Octopus seine Giftwirkung für Krebse einem in ihm enthaltenen Phenolderivate verdankt".

β) Die Fermente des Speichels: Protease. Die Wirkung des „Speichels" oder der Extrakte aus den hinteren Drüsen auf die verschiedenen Nahrungsmittel wurde häufig untersucht, mit sehr widersprechendem Resultat. Trat Paul Bert[3]) für das Vorhandensein eines, bei saurer Reaktion wirkenden Eiweißfermentes im Speichel ein, und glaubt Jousset de Bellesme[4]) zum mindesten an ein Lösungsvermögen dem Bindegewebe und nur diesem gegenüber, so meinten Léon Fredericq[5]) und Bourquelot[6]), daß dem Safte jegliches Ferment fehle (Extrakte der Drüsen!).

Wir dürfen getrost allen diesen Angaben die Resultate von Krause[7]) als abschließend gegenüberstellen, weil dieser Autor sich an Stelle der stets unzuverlässigen Extrakte, des reinen, mit Hilfe einer, in den gemeinsamen Ausführungsgang eingeschobenen Kanüle, aufgefangenen Sekrets bediente (Octopus macropus). Durch diesen wurden in 4—5 Stunden große Fibrinflocken vollständig verdaut, am intensivsten bei schwach alkalischer Reaktion. Auch bei schwach saurer Reaktion versagt die Wirkung nicht. Wir erinnern uns, daß der Saft selbst schwer sauer reagiert (Lackmus), unter Umständen aber auch neutral, ja alkalisch ist. Ja Hyde meinte, daß er stets alkalisch bis höchstens amphoter sei (auch Griffiths findet das Sekret alkalisch, Sepia). Das Vorhandensein einer Protease bei Octopus und Eledone wurde neuerdings auch von Falloise[8]) bestätigt.

Wirkung auf Stärke. Nur Griffiths[9]) gibt an, Amylase im Sepiaspeichel gefunden zu haben. Allein L. Fredericq, Jousset de

[1]) Henze, M., Zentralbl. Physiol. Bd. 19, 1906, S. 986. Octopus vulgaris, O. macropus, Eledone moschata.

[2]) Analoge tierische alkaloidartige Gifte bei Bienen und Salamandra maculosa (Henze).

[3]) Bert, Paul, C. R. Acad. Sc. Paris T. 65, 1867, p. 300, Sepia officinalis.

[4]) Jousset de Bellesme, C. R. Acad. Sc. Paris T. 88, 1879, p. 428, Octopus Das Bindegewebe widersteht nach diesem Autor andererseits dem Lebersekret, so würden beide Drüsen sich ergänzen (? siehe weiter unten).

[5]) Fredericq, L., Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 535, Octopus.

[6]) Bourquelot, Em., Arch. Zool. expér. (2) T. 3, 1885, p. 1; C. R. Acad. Sc. Paris T. 95, 1882, p. 1174.

[7]) Krause, R., Zentralbl. Physiol. Bd. 9, 1895, S. 273; Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1897, S. 1085.

[8]) Falloise, Arch. intern. Physiol. T. 3, 1906, p. 212.

[9]) Griffiths, Proc. R. Soc. London Vol. 44, 1888, p. 327.

Bellesme, Bourquelot und vor allem Krause stellen das Vorhandensein solch einer Amylase nach eingehenden Untersuchungen (vor allem Bourquelot) entschieden in Abrede. Bourquelots Untersuchungen erstrecken sich neben Octopus vulgaris auch auf Sepia officinalis.

Fettverdauung durch Octopusspeichel vermißt Jousset de Bellesme.

Im ganzen können wir sagen, das Sekret der hinteren Speicheldrüsen stellt ein Gemenge dar: von Gift, die Beute zu lähmen, von Protease, offenbar das Fleisch der Beute in unzugänglichen Teilen ihres Panzers zu lösen. Endlich bei manchen Arten (Octopus vulgaris und Eledone moschata) ist das Sekret viskös, vielleicht mucinhaltig und dient wohl, die Bissen schlüpfrig zu machen. Daß bei den Cephalopoden Verdauung außerhalb des Körpers keine allgemeine Rolle spielt, das ergibt sich nicht nur aus dem Baue des Pharynx, sondern auch aus dem Mageninhalte der Tiere. (Man denke an die Stücke Fischrückgrat, die sich im Magen von Loligo fanden.)

B. Über die Leistungen der vorderen Speicheldrüsen oder der „Submandibulardrüse" sind wir nicht orientiert. Die „Submandibulardrüse" fand keinen Untersucher, bei den vorderen Speicheldrüsen aber konnten nur einige Funktionen mit einiger Wahrscheinlichkeit (nämlich naturgemäß an Extrakten) ausgeschlossen werden:

Die vorderen Speicheldrüsen enthalten keinerlei Gift[1]), keine Protease[2]) und keine Amylase[3]).

Daß die in Frage stehenden Drüsen bei dem Schluckakte irgend eine Rolle spielen, ist vorderhand reine Annahme. Es gelang Hyde[4]) nicht, Mucin zu finden oder auszuschließen.

D. Der Ösophagus.

Das Lumen des Pharynx, wir können es schon hinter der Zungentasche als Ösophagus bezeichnen, setzt sich wie bei den Schnecken nach hinten als Ösophagus fort. Die Speiseröhre durchbohrt unmittelbar hinter dem Pharynx den Kopfknorpel, um in die eigentliche Körperhöhle zu gelangen, in der sie erst eine ziemliche Strecke weit nach hinten verläuft. Bei Sepia und Loligo haben wir es mit einem einfachen dünnen Rohre zu tun, bei den Octopoden hingegen weist der Ösophagus eine sackartige Erweiterung auf: den Kropf oder Vormagen. Der Ösophagus läuft zwischen den Leberlappen hindurch und tritt in den Magen (Figg. 157, 158, 159).

Über die Bedeutung des Kropfes (K) ist nicht viel bekannt. Nach Livon[5]) enthält er keinerlei Drüsenzellen. Er zeichnet sich durch ausgesprochene Motilität aus, die man künstlich, durch Füllen des Kropfes mit Seewasser hervorrufen kann (de Varigny)[6]). Bourquelot[7]) betrachtet den Kropf als eine Art Reservoir, berufen dann, und nur dann

---

[1]) Livon und Briot, Journ. Physiol. Path. gén. T. 8, 1906, p. 1.
[2]) Jousset de Bellesme, C. R. Acad. Sc. Paris T. 88, 1879, p. 428, Octopus.
[3]) Bourquelot, Arch. Zool. expér. (2) T. 3, 1885, p. 1, Octopus vulgaris.
[4]) Hyde, Ida H., Zeitschr. Biol. Bd. 35, 1897, S. 459.
[5]) Livon, Journ. Anat. Physiol. Paris T. 17, 1881, p. 97.
[6]) de Varigny, H., Journ. Anat. Physiol. Paris T. 29, 1893, p. 40 (Eledone moschata).
[7]) Bourquelot, Arch. Zool. expér. (2) Vol. 3, 1885, p. 1.

die Nahrung zu speichern, wenn der Magen voll ist. Ist der Magen ganz oder annähernd leer, so findet man auch keinerlei Nahrung im Kropf.

E. Allgemeines über die Mitteldarmgebilde: Magen, Spiralcökum, Leber, Pankreas und Mitteldarm.

Der Darmkanal aller Cephalopoden bildet ohne Ausnahme eine nach hinten konvexe Schlinge; an deren Umbiegungsstelle (hinten) liegt immer der in zwei Abteilungen zerfallende Magen, welcher den Darm

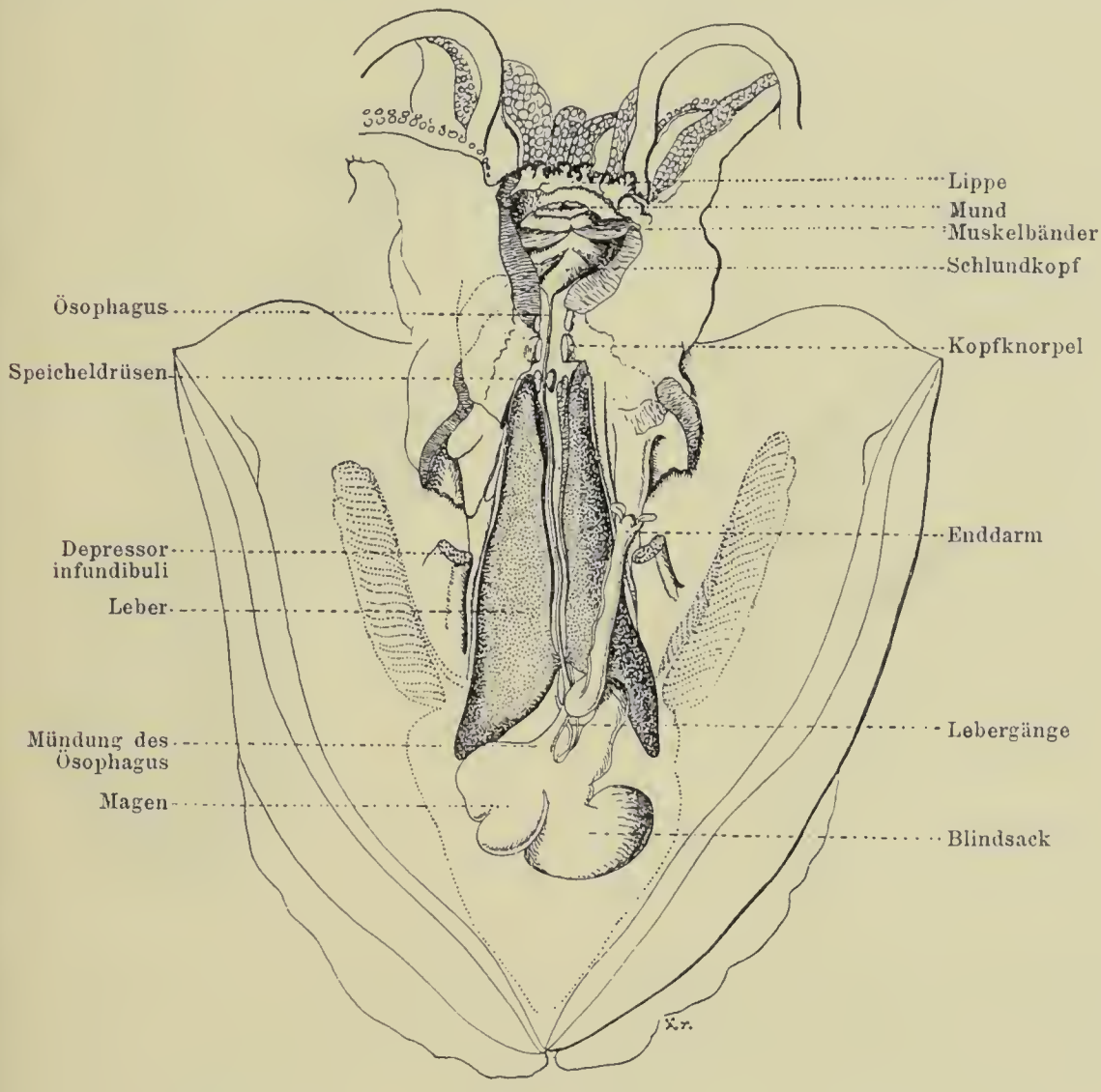


Fig. 158.
Anatomie von Sepia (nach Kükenthal).

nicht eigentlich unterbricht, sondern der konvexen Seite der Darmkrümmung gleichsam wie angehängt erscheint [1]) (Fig. 160).

Ehe wir von dieser Kurve aus, den (einfachen) Darm bis zum After verfolgen (S. 375), wenden wir unsere Aufmerksamkeit dem Magen mit seinem Blinddarme zu, welch letzterer um so wichtiger ist, als er die Ausführgänge der Doppeldrüse, „Leber" und „Pankreas [2])" aufnimmt.

[1]) Broek, Morphol. Jahrb. Bd. 6, 1880, S. 185.
[2]) Ich möchte davon absehen, für diese beiden Mitteldarmdrüsen neue Namen in Anwendung zu bringen, wenn die alten auch, zum mindesten der Name Leber, nicht zutreffend sind.

F. Bau und Bewegung des Magens.

„Der Magen ist rundlich, sackartig, und hat bei Loligo, Sepiola, Sepia muskulöse Wände von rundum ziemlich gleicher Dicke. Bei Octopus und noch mehr bei Nautilus gleicht seine Muskulatur der des Magens der körnerfressenden Vögel und auch die Form ist ähnlich wie da, rundlich, an den Seiten abgeflacht. An diesen flachen Seiten ist die Haut dünn und zeigt sich deutlich als ein Sehnenzentrum, an das sich die außer-

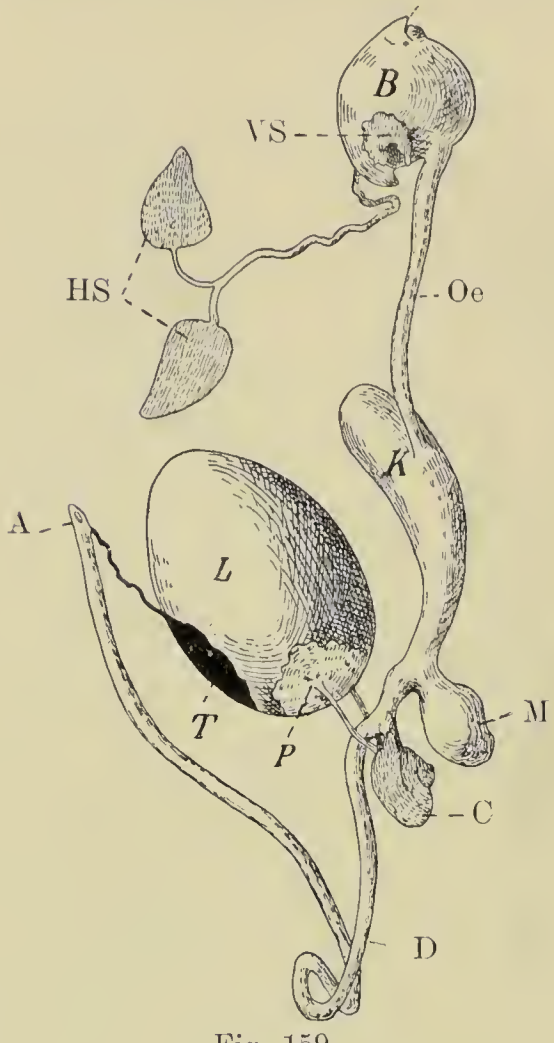


Fig. 159.

Eledone moschata. Verdauungsapparat. A After, B Pharynx mit Kiefer (m), VS vordere Speicheldrüse, HS hintere Speicheldrüsen, Oe Speiseröhre, K Kropf, M Magen, C Spiralcoekum, L Leber, P Pankreas, D Dünndarm, T Tintendrüse (nach V. Bauer aus Biedermann).

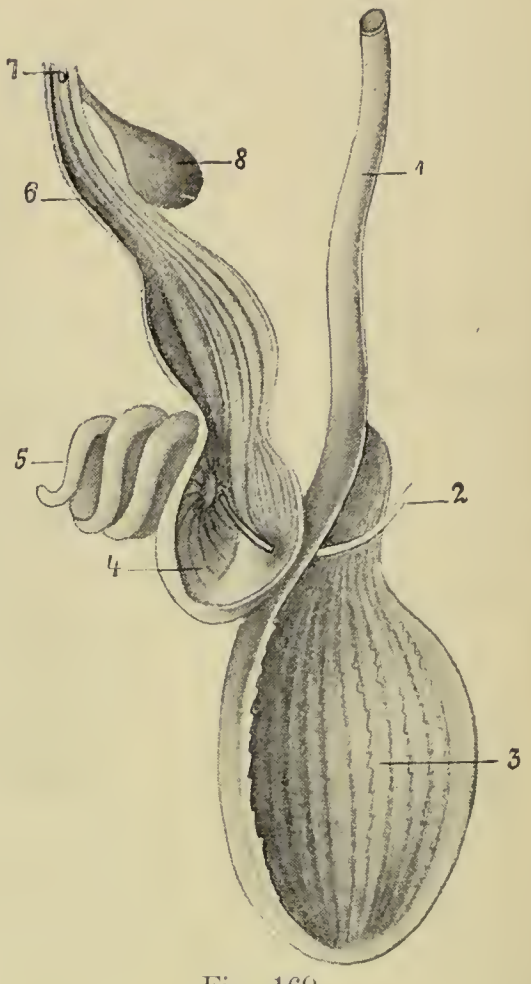


Fig. 160.

Darmkanal von Loligo sagittata (ohne Pharynx und Speicheldrüsen), zum Teil aufgeschnitten. 1 Ösophagus, 2 Sonde, die Verbindung zwischen Magen und Magenblindsack zeigend, 3 Magen, 4 Magenblindsack mit Spiralcoekum 5, 6 Enddarm. 8 Tintenbeutel, 7 seine Mündung in den Enddarm (nach Home aus Lang-Hescheler).

ordentlich dicken Muskeln, die die abgerundeten Seiten des Magens bilden, ansetzen. Im Innern ist der Magen von einer starken Cuticula ausgekleidet und die Haut überdies in hohe Längsfalten erhoben.“(Keferstein, Bronn). Dicht hinter dem Austritt aus dem Vorderende des Magens (der seinerseits, wie wir hörten, neben dem Eintritt des Darmes in den Magen liegt), erweitert sich der Darm nach hinten, zu einem großen Blindsacke, „den man gewöhnlich zum Magen zu rechnen pflegt. Dieser Blindsack ist bei Sepia, bei Rossia, Loligopsis ein einfacher weiter, ziem-

lich dünnhäutiger Sack (bei Sepia und Sepiola rundlich oder eiförmig, bei Rossia nur schwach entwickelt), bei Loligo lang und spitz". Auch dieser Blindsack ist muskulös. Bei vielen Tintenfischen (z. B. allen Octopoden und Ögopsiden, etwa den Ommastrephidae) ist er „an seinem Ende dünn und spiralig gewunden. Bei Ommastrephes macht er mehrere Windungen, bei Octopus etwa $1\frac{1}{2}$, bei Argonauta eine". Offenbar ist das Vorkommen der Spiralwindungen nicht einmal für ein und dieselbe Gattung konstant. Bei Loligo sagittata sind sie sehr wohl ausgebildet, bei Loligo vulgaris nur eben angedeutet. In das Lumen des Blindmagens pflegen zahlreiche Lamellen seiner Schleimhaut vorzuspringen, mit denen wir uns beschäftigen werden.

Der Ort des ersten Zusammentreffens der Nahrung mit dem Sekret der Verdauungsdrüsen ist der muskulöse Magen. Es ist eine Vorrichtung, die, wenn auch ohne eigentliche Zähne, dem „Kaumagen" so mancher Tiere (z. B. Aplysia, höhere Krebse, Insekten, körnerfressende Vögel) zu analogisieren ist: eine Vorrichtung, in der chemische Fermentwirkung mit der mechanischen Wirkung der muskulösen, kutikularisierten Wände kombiniert wird. Eigene Drüsen fehlen hingegen dem Magen völlig.

Die Bewegung dieses Organs hat Bourquelot[1]) bei Octopus beobachtet. Noch $\frac{1}{2}$ Stunde nach dem Herauspräparieren des, in Verdauung begriffenen Darmtraktes, konnte dieser Autor rhythmische Verkürzung und Dilatationen der beschriebenen Magenmuskulatur beobachten.

Daß tatsächlich hier auch die Verdauung stattfindet, lehrt die Untersuchung des Mageninhaltes bei Loligo vulgaris. Ich fand darin neben einigen Resten der Weichteile verzehrter Fische, vornehmlich deren säuberlich abgedaute Skelettstücke mit Einschluß der Schuppen. Nach Falloise[2]) nimmt die Magenverdauung 6—8 Stunden in Anspruch.

G. Die Verdauung im Magen. Der verdauende Saft.

Der Saft, der im Magen die Verdauung bewerkstelligt, ist ein Gemenge des Leber- und Pankreassekrets. Über eine Anteilnahme des Speichels an dieser Verdauung ist nichts bekannt.

Der Habitus des Saftes. Von den allgemeinen Regeln, die für Wirbellose gelten, macht auch der Saft der Cephalopoden keine Ausnahme: Ein mehr oder weniger gefärbtes Sekret, braun bis farblos, braun im Hunger, farblos bis höchstens bräunlich nach reichlicher Ernährung, in der Verdauung. Wenn er braun ist, so zeigen sich charakteristische Formelemente in ihm: Zelltrümmer mit Konkretionen, ferner ovoide Massen aller Art, Körnchen, Kugeln und Krystalle.

Der Saft ist sehr eiweißreich. (Globulin: Trübung bei Zusatz von destilliertem Wasser, Sellier.) Seine Reaktion wird verschieden angegeben, so daß wir annehmen müssen, daß sie nicht immer gleich ist: oft sauer (Fredericq, Enriques, Falloise, Sellier u. a.), zuweilen aber auch ausgesprochen alkalisch (Cohnheim)[3]).

[1]) Bourquelot, Arch. Zool. expér. (2) Vol. 3, 1885, p. 1.
[2]) Falloise, A., Arch. intern. Physiol. Vol. 3, 1906, p. 282.
[3]) Bert, Paul, C. R. Acad. Sc. Paris T. 65, 1867, p. 300; Fredericq, L., Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 535; Jousset de Bellesme, C. R. Acad. Sc. Paris T. 88, 1879, p. 304, 428; Bourquelot, Em., Arch. Zool. expér. T. 10, 1882, p. 385; ibid. (2) T. 3, 1885, p. 1; Enriques, Paolo, Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281;

Die Fermente.

Indem wir nunmehr dazu übergehen, die auf die Fermentwirkung des in Frage stehenden Saftes bezüglichen Resultate der soeben zitierten Autoren darzustellen, wollen wir zunächst nicht vergessen, daß recht verschiedenartige Flüssigkeiten zur Untersuchung gelangten: Teils der Mageninhalt (Fredericq), teils Drüsenextrakte (Fredericq, Bourquelot), teils der reine Saft, der durch Stauen in den Gängen (Bourquelot), durch Fistel (Henri), durch Auslaufenlassen aus den Gängen (Jousset de Bellesme) oder nach Einführung einer Kanüle in die Gänge (Cohnheim, Falloise) erlangt wurde.

1. Die Protease.

Alle Autoren stimmen darin überein, daß der in Frage stehende Saft eine Protease enthält, die den Trypsinen zuzurechnen ist, wenn sie auch nach Fredericq den Zusatz kleiner Salzsäuremengen verträgt.

Muskelstücke, Eierklar, Fibrin, Milch werden gelöst, und zwar in der für Trypsin charakteristischen Weise, so z. B. Fibrin ohne vorheriges Aufquellen [1]).

Bourquelot [2]) hat gefunden, daß der während der Verdauung abgeschiedene farblose Saft viel wirksamer sei, als der braune Hungersaft.

Verdauungsprodukte. Bourquelot (1885) setzte Muskelstücke von Carcinus maenas der Wirkung sowohl von Leberextrakten, als von Sekret, das zu den Ausführungsgängen in geringer Menge austropft, als endlich von flüssigem Inhalte des Blinddarms aus. In allen Fällen ergibt sich völlige Verdauung, und nach 5—6 Stunden konnte „Pepton“ [3]) nachgewiesen werden.

Aminosäuren hat Bourquelot in den Verdauungsgemischen leider nicht gesucht. In der Leber, sowie im Sekret selbst fanden sie sich aber (Octopus, Sepia). Sellier fand als Verdauungsprodukt Tryptophan. Bei Verdauung mit Leberextrakt von Sepia officinalis fand Griffiths [4]) Leucin und Tyrosin.

Selbstverdauung von Leberextrakten. Leucin, Tyrosin und andere Spaltprodukte wies Cohnheim endlich im Produkt der Selbstverdauung des wässerigen Leberextraktes von gefütterten Exemplaren von Octopus und Eledone nach. Was zunächst den Extrakt selbst betrifft, so handelt es sich um einen eiweißreichen Saft, schwach alkalisch, der mit Essigsäure einen reichlichen Niederschlag gibt. Ent-

---

Cohnheim, Otto, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 35, 1902, S. 396; Henri, Vietor, C. R. Acad. Sc. Paris T. 137, 1903, p. 763; C. R. Soc. Biol. Paris T. 55, 1903, p. 1316, 1487, Bemerkung von Bourquelot p. 1406; Falloise, A., Arch. intern. Physiol. Vol. 3, 1906, p. 282; siehe auch Cuénot, Arch. Zool. expér. (4) Vol. 7, 1907, p. 227; Sellier, J., C. R. Soc. Biol. Paris T. 63, 1907 (Nr. 2), p. 705.

[1]) Gleich Krukenberg glaubt Bourquelot neben dem „Trypsin“ ein „Pepsin“ nachweisen zu können (Entstehen von Acidalbumin bei Verdauung unter Salzsäurezusatz. Zerstörung verschiedener anderer Fermente durch den Saft bei saurer Reaktion, wenn also nur das „Pepsin“ wirksam ist). Dieses Pepsin, in der Norm dauernd durch das Trypsin im Entfalten seiner Wirkung gestört, wäre praktisch für die Cephalopoden wertlos. Auch Vigelius (Verh. Akad. Wet. Amsterdam, 1883, D. 22, p. 26) glaubt bei Octopus von Pepsin-Trypsingemisch sprechen zu dürfen (Beweis?). Diese Anschauungsweise, die bei Schnecken und Krebsen widerlegt werden konnte, dürfte wohl auch hier eine Nachuntersuchung verlangen.

[2]) Bourquelot, Arch. Zool. expér. T. 10, 1882, p. 385.

[3]) Das bezieht sich wohl zunächst nur auf Albumosen (Biuretreaktion).

[4]) Griffiths, Chemie. News Vol. 51, 1885, p. 160.

eiweißt man durch Erhitzen und filtriert, so lassen sich im Filtrat Albumosen und nach deren Aussalzung echtes Pepton nachweisen: Phosphorwolframsäurefällung. Das Filtrat (nach dieser Fällung) ist noch reich an Stickstoffverbindungen. Es läßt sich Leucin daraus gewinnen.

Solche wässerigen Extrakte sind viel weniger wirksam als reiner Saft. Dieser löst Fibrin bei Zimmertemperatur in wenigen Stunden, jener in 24 Stunden. Angesäuerte Extrakte zeigten keine Autolyse, normal alkalische Extrakte hingegen wohl. Bei dieser Autolyse mit Chloroformzusatz ergab sich in 2—3 Tagen Verschwinden eines, auf Anwesenheit von Albumosen und Peptonen deutenden Ausfalls der Biuretreaktion; der Eiweißgehalt nimmt aber nicht merklich ab, so daß Cohnheim auf die Anwesenheit eines Ferments schließt, das Pepton schneller, Eiweiß aber sehr langsam spaltet (Erepsin). Nach 17 Tagen endlich stellt er kleine, aber deutliche Abnahme des koagulierbaren Eiweißes und Zunahme der nichtkoagulierbaren und nicht durch Phosphorwolframsäure fällbaren N-haltigen Substanz fest. Als Produkte finden sich Leucin, Tyrosin und Hexonbasen (Histidin, Arginin, Lysin), vielleicht auch Ammoniak.

2. Weitere auf eiweißartige Stoffe wirkende Fermente.

Daß Cohnheim Erepsin mit großer Wahrscheinlichkeit nachweisen konnte, hörten wir schon. Falloise[1]) bestätigte diesen Befund.

Lab. Bourquelot[2]) vermißte beim Eintragen des Ferments in Milch jede Labwirkung und Griffiths[3]) sah, wenn er Leberstücke (Sepia) in Milch brachte, keinerlei Gerinnung.

Auch Sellier[4]) fand zunächst keine Milchgerinnung bei Zusatz von Leberpankreassekret (Loligo, Sepia). „Sensibilisiert" er aber die (Kuh-) Milch mit Kohlensäure, so tritt bei 40° C schwache Gerinnung auf. Gleichen Effekt erzielt er durch Chlorcalciumzusatz (Kontrollproben: keine Koagulation). Ohne besondere Kunstgriffe gelang nur Cohnheim[5]) (S. 407) der Labnachweis.

3. Die Wirkung des Leber-Pankreassekretes auf Kohlehydrate.

Zahlreiche Forscher weisen das Vorhandensein einer Amylase im Leber-Pankreassekret nach (Zuckerbildung aus Stärke). Zunächst L. Fredericq[6]) (S. 580) bei Octopus vulgaris (Leberinfus), Griffiths[3]) bei Sepia (Leberstücke). Sehr eingehende Untersuchungen stellt Bourquelot[7]) mit zuckerfreiem Drüsenextrakt (oder gereinigtem Ferment) an zuckerfreiem Kartoffelmehl an. Es ergibt sich: rohe Stärke wird bei 35° durch Leberextrakt von Octopus, Loligo und Sepia nicht verändert. Ebensowenig wirksam ist der reine, aus dem Ausführgang abtropfende Saft, der Mageninhalt und der Pankreasextrakt[8]).

[1]) Falloise, Arch. intern. Physiol. T. 3, 1906, p. 212.
[2]) Bourquelot, Em., Arch. Zool. expér. (2) T. 3, 1885, p. 1.
[3]) Griffiths, Chemic. News Vol. 51, 1885, p. 160.
[4]) Sellier, C. R. Soc. Biol. Paris T. 63, 1907, (Nr. 2) p. 705.
[5]) Cohnheim, O., Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 35, 1902, S. 396.
[6]) Fredericq, L., Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 535.
[7]) Bourquelot, Em., Arch. Zool. expér. T. 10, 1882, p. 385 (auch (2) T. 3, 1885, p. 1 etc.).
[8]) Auch Jousset de Bellesme hat reinen Lebersaft, der sich bei Octopus nach Ausschneiden des Pankreas in dem hierbei geschnittenen Trichter ansammelt, gegen rohe Stärke (so gut wie) unwirksam gefunden (C. R. Acad. Sc. Paris T. 88, 1879, p. 304).

Mit kochendem Wasser angebrühte, nicht gekochte Stärke wird durch Leber-, wie durch Pankreasextrakt verzuckert.

Sehr energisch soll die Wirkung auf Glykogen sein. Bestätigen sich die Angaben, so stünden sie recht wohl im Einklang mit der Lebensweise der Tiere: sie vermöchten dann praktisch Stärkemehl nicht zu verdauen, denn gebrühte Stärke kommt nicht in Frage; aber das Glykogen der Beute wird zur Ausnützung gelangen: Setzt man die Extrakte dem Glykogen hinzu, so versagt fast im gleichen Augenblick die Jodreaktion.

Wichtig scheint mir zu sein, daß alle anderen pflanzlichen Kohlehydrate, soweit untersucht, nicht verdaut werden können: Es fehlt jegliche Invertase, so in den genannten Extrakten, als in Kropf, Magen, Spiralcökum und Mitteldarm. Rohrzucker konnte 12 Stunden im Darmtrakt eines verdauenden Octopus verweilen, ohne verdaut zu werden (Bestätigung des Fehlens einer Invertase durch Falloise)[1]. Ferner widerstehen der Verdauung durch Leber-Pankreassekret: Maltose, Inulin und Salicin.

Nachuntersuchungen dieser höchst eigenartigen Beschränkung der verdauenden Wirkung (praktisch) auf das Glykogen[2] der Beute, wäre um so erwünschter, als ja insbesondere Griffiths behauptet, durch Eintragen von Leberstücken (Sepia) auch rohe Stärkekörner mit Ausnahme ihrer „celluloid covering" zur Lösung gebracht zu haben.

4. Fettverdauung.

Das Vermögen, Fett zu emulgieren, wurde von mehreren Autoren dem Saft zugeschrieben[3]. Ob hierbei auch in nennenswerter Weise das Fett in Fettsäure und Glycerin zerlegt wird, steht nicht unbestritten fest. Griffiths hatte Stücke der Sepienleber in Öl gebracht; es entstand eine alkalisch reagierende Emulsion. „Nach einiger Zeit" ließ sich jedoch saure Reaktion nachweisen (antiseptisches Mittel?).

Bourquelot konnte in seinem Verdauungsgemisch nur das Auftreten geringfügiger saurer Reaktion nachweisen, die sich nicht von derjenigen unterscheiden ließ, welche Fett, während der gleichen Zeit in Kontakt mit Wasser gelassen, an sich ergab.

H. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

Welche Organe beteiligen sich an der Sekretion des Saftes?

Alle Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigten, stimmen darin überein, daß die Sekretion sich (neben den Speicheldrüsen) völlig auf Leber und Pankreas beschränkt[4].

Bourquelots (S. 66—70) Angaben beziehen sich auf den Kropf (Octopoden), Magen, Cökum und Mitteldarm. Allen diesen Teilen

[1]) Falloise, Arch. intern. Physiol. T. 3, 1906, p. 212.

[2]) l. c. (2) T. 3, p. 2 ff. untersucht Bourquelot das Glykogen bei Portunus und Mytilus edulis als Beuteobjekte von Octopus und bestätigt die enorme Verdaulichkeit dieses Glykogens (Opaleszenz der Lösung schwindet unmittelbar).

[3]) Bernard, Claude, Leçons de physiologie expérimentale T. 2, p. 489.: Griffiths, Chem. News Vol. 51, 1885, p. 160; Bourquelot, Arch. Zool. expér. (2) T. 3, p. 50; Falloise, Arch. intern. Physiol. T. 3, 1906, p. 282. Hingegen stellt Jousset de Bellesme (C. R. Acad. Sc. Paris T. 88, 1879, p. 304) die Anwesenheit einer Lipase in Abrede.

[4]) Jousset de Bellesme, Bourquelot, Arch. Zool. expér. (2) T. 3, p. 1: Cohnheim, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 35, 1902, S. 396; V. Henri, C. R. Soc. Biol. Paris T. 55, 1903, p. 1316; Falloise, Arch. intern. Physiol. T. 3, 1906, p. 282.

fehlen Drüsenzellen (wie teilweise schon angegeben). Insbesondere hatten Extrakte aus dem Mitteldarm keine Wirkung auf Kohlehydrate. Henri, der von drüsigem Bau des Spiralcökums glaubt sprechen zu müssen, vermißt im Extrakt dieses Organs (Octopus, Sepia) jede Protease. Cohnheim fand, daß zwar der Kropf der Octopoden Protease enthalte, sie aber nicht daselbst entstanden sein könne. „Die Extrakte von Kropf, Magen und dem Darm enthalten weder im hungernden, noch im verdauenden Zustande ein fibrinlösendes Ferment" (S. 402).

a) Makroskopische Anatomie der Leber.
(Fig. 158, 159 L.)

Die Leber ist eine große, beim Embryo stets paarige Drüse. Unter den uns beschäftigenden Formen erhält sich diese Paarigkeit nur bei Sepia auch im erwachsenen Zustande: je ein langer, hinten spitzer Lappen. Bleibt die Leber bei manchen Decapoden noch mehr oder weniger zweilappig, so wird sie bei den Octopoden zu einem einheitlichen, ovalen bis annähernd kugeligen Gebilde. Bei den Dibranchiaten befindet sich die Leber vor dem Magen in der Nähe des Ösophagus, so daß sie z. B. bei Loligo vom Ösophagus (und der Aorta) durchbohrt wird. Stets sind zwei Ausführgänge vorhanden, welche der Medianebene genähert, vom hinteren Ende (Octopoden), oder etwa in der Mitte des Organs (bei Decapoden) entspringen, sich oft später vereinigen und als unpaarer Kanal in den Blinddarm oder, wenn vorhanden, in das Spiralcökum münden (Sepia).

Die Leber ist eine stark baumförmig verästelte Drüse, die jedoch von einer Haut derart umgeben ist, daß sie den Eindruck eines kompakten Organs macht. Nach Vigelius ist die Leber reich mit Blutgefäßen versehen.

b) Makroskopische Anatomie des Pankreas[1]).

1. Bei Decapoden. Das Pankreas ist ein System drüsiger Ausstülpungen der Leberausführgänge. Es „ist entweder in Gestalt zahlreicher trauben- oder röhrenförmiger, den Lebergängen aufsitzender Organe ausgebildet (Sepia, Rossia, Sepiola) oder die Lebergangswand selbst ist drüsig entwickelt und hat ein stark verdicktes Aussehen (Loligo). Sowohl die selbständigen Anhänge, wie die spongiösen Lebergangswandungen sind aus zahlreichen Follikeln zusammengesetzt, welche miteinander kommunizieren und zugleich mit den sie tragenden Leberkanälen in direkter Verbindung stehen."

2. Octopoden[2]). (Fig. 159 P.) An Stelle von Drüsenanhängen des Ausführganges, nennen wir Pankreas bei Octopoden eine eigenartige Differenzierung desjenigen Teiles der Leber selbst, aus dem die Ausführgänge ihren Ursprung nehmen. Äußerlich unterscheidet sich diese etwa kreisrunde Zone (Octopus, Eledone) von der Leber durch die Farbe: Das Pankreas ist hellgelb, die Leber orange. — Auch das Pankreas ist nach Vigelius reich mit Blutgefäßen versehen.

c) Histologischer Bau der Leber.
(Fig. 161.)

In der Leber sind von Frenzel[3]) und später von Enriques[4]) drei Zelltypen beschrieben worden.

[1]) Vigelius, W., Zool. Anz. Jahrg. 4, 1881, S. 431.
[2]) Neben Vigelius, Brock, J., Morphol. Jahrb. Bd. 6, 1880, S. 185.
[3]) Frenzel, J., Nova Acta Leop.-Carola deutsch. Akad. Naturf. Bd. 48, 1881, Nr. 2, S. 81.
[4]) Enriques, P., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281.

Frenzel findet bei Octopus vulgaris und Sepia officinalis zwei Arten Fermentzellen, daneben „Kalkzellen".

α) **Die Fermentzellen.** 1. Zunächst werden Zellen beschrieben mit blasenartigen Vakuolen, welche in großer Zahl, oft zu einem gemeinsamen Ballen vereinigt sind. Jede Vakuole enthält eine blasse Flüssigkeit, sowie zwei oder drei Krümel, welche grünlichblau bis braunviolett gefärbt sind (Vakuolenzellen c).

2. Die zweite Art von Fermentzellen besitzt je eine einzige blasenartige Vakuole, die einen gelbbraunen bis rotbraunen kompakten Klumpen enthält, in dessen Innerem sich farblose Krystalle (Tyrosin? Cuénot) befinden (Körnerzellen a, b, e). Sie enthalten Eiweißklümpchen und Fett und sind mit hohem Härchensaume (Stäbchensaum, Cuénot) versehen. In manchen Phasen der Tätigkeit kann der Stäbchensaum schwinden (Cuénot).

3. Die Kalkzellen (d) enthalten farblose Kugeln, die Frenzel für Kalkverbindungen ansieht, eine Meinung, die Enriques widerlegt.

Fig. 161.

Octopus macropus. a, b und c Leberzellen isoliert, a, b „Körnerzellen" mit Sekretklumpen, c „Vakuolenzelle" mit Sekretkörnchen. a und b aufeinander folgende Stadien der Sekretanhäufung. e Körnerzelle von Sepia officinalis mit einem Sekretkörper und eingeschlossenen Krystallen, d eine „Kalkzelle" (nach P. Enriques aus Biedermann).

Enriques glaubt es bei ihnen mit Reservestoffbehältern vielleicht für Kohlehydrate zu tun zu haben. Die Kalkzellen erreichen die Epithelfront nicht, sie schieben sich basal zwischen die anderen Zellen ein.

Wie gesagt, sieht Frenzel und in neuerer Zeit auch Enriques sowohl die Vakuolenzellen als die Zellen mit der einheitlichen Sekretmasse (Körnerzellen) als Fermentzellen an.

β) **Die Sekretbildung** vollzieht sich nach Enriques (Octopus macropus, Eledone moschata, nebenbei auch Sepia officinalis) wie folgt (Fig. 161):

1. Die Vakuolenzellen. Die Anordnung der Vakuolen wird verschieden beschrieben: Nach Frenzel sind sie, wie gesagt, zu einem Ballen vereinigt, nach Enriques über die ganze Zelle verteilt (c). Nach Cuénot (S. 229) trifft das nur für Octopus und Eledone aldrovandi zu, während bei Sepia officinalis eine einzige große Vakuole, meist mit roten oder braunen Körnern, vorkommt. In den Vakuolen entstehen die kleinen, schon von Frenzel erwähnten Körnchen, als rote oder braune Granula in rötlicher oder gelber Vakuolenflüssigkeit (Enriques). Diese Granula sollen nach Cuénot bei Loligo vulgaris übrigens fehlen.

2. Die Körnerzellen (Cellules à boule), Cuénot[1]), Sepia S. 230). Dies ist der numerisch vorherrschende Zelltyp. Die gefärbten Körner treten erst mehr oder weniger zerstreut im Plasma auf (a), um sich dann an der Spitze der Zelle anzusammeln und so das beschriebene endständige Konkrement zu bilden (b, c).

Daß die Pigmente aller dieser Zellen nicht identisch sind, geht nach Enriques daraus hervor, daß das Pigment der Vakuolenzellen nicht in Wasser, wohl aber in Alkohol, dasjenige der Körnerzellen in beiden Medien löslich ist.

Die Frage nach der Bedeutung der erwähnten Zelleinschlüsse läßt sich nicht mit Sicherheit beantworten. Es steht fest, daß sie bei Hungertieren abgestoßen und dann dem braunen Lebersekret beigemischt werden. Im farblosen Sekret verdauender Tiere wurden sie vermißt. Enriques sah, daß die Konkremente der Körnerzellen bei Hungertieren von farbloser, dünner Plasmaschicht umgeben, abgestoßen werden und in den Kot gelangen. Es sind das die ovoiden Massen von Körnern, Kugeln und Krystallen mit ihrer Hülle, die wir aus dem Hungersaft schon kennen.

In gleicher Weise stoßen offenbar die Vakuolenzellen ihr Produkt ab, das nur im Hungersaft, als Zelltrümmer mit Vakuolen zu finden ist, Vakuolen (bei Sepia, naturgemäß, wie in den Zellen, groß, bei Octopus klein) welche gleiche Körner in gleicher Flüssigkeit enthalten, wie eben die Vakuolenzellen im Epithel selbst. Der Beweis, daß diese Zellprodukte wirklich als Träger des Ferments anzusehen sind (Enriques), ist mit allen diesen Feststellungen noch keineswegs erbracht. Cuénot hält denn auch die gefärbten Ballen und Vakuoleninhalte für Exkrete. Immerhin müssen wir in den beschriebenen Zellen die Bildner der Fermente suchen, weil andere nicht vorhanden sind. Daß die Vakuolenzellen jedenfalls Flüssigkeiten abzuscheiden vermögen, beweisen Cuénots (S. 233) Versuche mit Farbstoffinjektionen in die Leibeshöhle (Jodgrün, Echtrot E.). Die Farbstoffe gelangen tatsächlich in die Vakuolenzellen. Daß diese Versuche ebensogut für Sekretion als für Exkretion sprechen, habe ich dargetan (siehe Schnecken und Krebse) und bei den Krebsen auch gezeigt, daß die Annahme exkretiver Funktion als Hauptleistung einer Zellart der Verdauungsdrüsen unwahrscheinlich ist. Nebenher mögen sie gewisse Substanzen bis zu einem gewissen Grade aus dem Körper entfernen[2]). Wo aber genauere Prüfung hat stattfinden können, waren es immer die Sekretzellen selbst, welche körperfremde Substanzen mit den, zur Sekretion notwendigen Stoffen, dem Blute entnehmen und nach außen befördern.

γ) Zellen, die als Analogon der **Absorptionszellen** bei den Schnecken gelten könnten, wurden nicht gefunden. Wir werden denn auch sehen, daß eine absorptive Funktion der Cephalopodenleber zweifelhaft ist.

d) Histologie des Pankreas.

Falls die Angaben von Vigelius[3]) in vollem Umfange zutreffen, so besteht ein sehr beträchtlicher histologischer Unterschied zwischen

[1]) Cuénot, Arch. Zool. expér. (4) T. 7, 1907, p. 227.

[2]) Cuénot macht insbesondere darauf aufmerksam, daß die Absonderung von Verdauungssaft und braunem Exkret miteinander alterniert.

[3]) Vigelius, W. J., Zool. Anz. Jahrg. 4, 1881, S. 431: Verh. Akad. Wet. Amsterdam 1883, D. 22, p. 1.

Pankreas und Leber. Wir hören beim Pankreas nichts von Zellmannigfaltigkeit, sondern lediglich von einem Drüsenzelltyp. Es sind langgestreckte Elemente mit einer, seltener zwei Vakuolen. Der Sekretionsakt verläuft folgendermaßen: Die Zelle streckt sich, ragt ins Lumen vor, die scharfe Kontur an der Front verliert sich, die Vakuolen nehmen mehr und mehr Platz im Plasma ein, bis die Zelle völlig zerstört wird. Ihr Inhalt tritt zum größten Teil „als eine feinkörnige Masse aus und die zerstreuten Zellkerne nebst dem Rest der geplatzten Zellmembran wandern passiv mit". All das gilt für die absonderlichen Pankreasanhänge bei Sepia und Loligo, wie für das gleichfalls in den Lebergang mündende Pankreasareal der Octopodenleber.

e) Unterscheiden sich Leber und Pankreas auch hinsichtlich ihrer Funktion?

Die Frage läßt sich heute noch nicht befriedigend beantworten. Die Versuche, bei denen an Stelle des Leber-Pankreassaftes, Extrakte des isolierten Lebergewebes zur Verwendung kamen, zeigen, daß die Leber alle oben beschriebenen Fermente zu produzieren vermag. Es scheint aber, daß der Pankreassaft, soweit daraufhin untersucht, nicht minder wirksam ist. Bourquelot[1]) hat Pankreasextrakte von Octopus (das Organ wurde vorsichtig aus der Leber herausgeschnitten) und Sepia auf ihre Wirkung, Stärke gegenüber untersucht und er erhielt die gleichen Resultate, wie bei Anwendung von Leberextrakt: Nur gebrühte, nicht aber rohe Stärke wird verdaut (S. 398, 402 f.). Nach Victor Henri[2]) soll das Pankreas, so gut wie die Leber, Protease enthalten (Sepia officinalis). Eine Mischung von Leber- und Pankreasmazeration wirkt wie beide Mazerationen für sich[3]). Merkwürdigerweise aber soll der im Cökum befindliche Saft die Wirkung des Pankreas-, nicht aber des Lebersekrets steigern.

f) Die Physiologie der Sekretion.

An sich ist die Sekretion kontinuierlich (Falloise[4]), Octopus, Eledone), und Sellier[5]) findet bei Loligo vulgaris stets das Cökum safterfüllt, unabhängig vom Stande der Ernährung, während es bei Sepia zuweilen voll, zuweilen aber annähernd leer ist. Auf alle Fälle ist die Sekretion aber doch von der Ernährung abhängig. Wir hörten bei verschiedenen Gelegenheiten von dem Unterschiede zwischen Hungersaft und solchem Sekret, das während der Verdauung abgeschieden wurde: letzteres ist pigmentfrei, und besonders sehr wirksam (verglichen mit dem Hungersaft) und wird in reichlicheren Mengen abgesondert[6]) (Bourquelot und andere).

Genauere Untersuchungen stellte Cohnheim[7]) an. Führt man in die Ausführgänge der Leber Glaskanülen ein, so liefert die Leber des Hungertieres (Octopus, Eledone) gar kein Sekret, die des verdauenden höchstens einige Tropfen. Anders während des ersten Beginnes der

[1]) Bourquelot, Em., Arch. Zool. expér. T. 10, 1881.
[2]) Henri, Vietor, C. R. Soc. Biol. Paris T. 55, 1903, p. 1316, 1487.
[3]) Nach Falloise aber soll bei Octopus und Eledone das Pankreas nur Amylase sezernieren (Arch. intern. Physiol. Vol. 3, 1906, p. 282).
[4]) Falloise, A., Areh. intern. Physiol. Vol. 3, 1906, p. 282.
[5]) Sellier, J., C. R. Soc. Biol. Paris T. 63, 1907, (Nr. 2), p. 705.
[6]) Nach Falloise ist übrigens die relative Fermentmenge des Saftes vom Verdauungszustande unabhängig.
[7]) Cohnheim, Otto, Zeitsehr. physiol. Chem. Bd. 35, 1902, S. 396.

Verdauung: Tötet man die genannten Octopoden bald nach Beginn ihrer Mahlzeit, wenn der Darm noch leer ist und nur im Kropfe sich Nahrung befindet, so kann man aus einer Eledoneleber (beide Ausführgänge) mehrere Kubikzentimeter Sekret erhalten. „Es liegt nahe, an die reflektorisch vermittelte Magensekretion Pawlows zu denken" (Cohnheim S. 403). Henri (l. c. S. 1488) gibt an, das Ausstoßen gefärbten Saftes durch die Leber nach Reizung eines Viszeralnerven gesehen zu haben (Octopus vulgaris). Die dergestalt wahrscheinlich gemachte nervöse Regulation schließt keineswegs mit ein, daß die Sekretbeschaffenheit sich der Art der Nahrung anpaßt (Falloise).

J. Die Absorption.

1. Ist die Leber ein Absorptionsorgan?

Diese Frage kann heute noch nicht mit Bestimmtheit beantwortet werden. Wir müssen die, über sie geäußerten, gegensätzlichen Ansichten, getrennt behandelt, einander gegenüberstellen:

Ursprünglich dachte man naturgemäß an eine absorptive Funktion der „Leber" gar nicht. Ja P. Bert[1]), Bourquelot[2]) und nach ihnen andere Autoren behaupten, die Nahrung gelange nicht einmal in das Cökum, geschweige denn in die Leber. Beobachtet man den gefüllten Magen, so treibt dessen Muskulatur einen Teil der Nahrung wohl zuweilen in der Richtung des Kropfes, niemals in der Richtung des Cökums. Drückt man den Magen vorsichtig unter Verschluß des Zugangs zum Kropfe, so tritt der Mageninhalt unmittelbar in den Darm. Um dies noch deutlicher zu machen, spritzt Bourquelot Wasser in den Ösophagus eines jungen, nüchternen Tieres. Auch das Wasser gelangt, Kropf und Magen durchsetzend, unmittelbar in den Darm, ohne in das Cökum zu treten. Spritzt man hingegen Wasser unmittelbar in das Cökum, so tritt es in den Magen und steigt in den Ösophagus. In den Darm gelangt es unter diesen Versuchsbedingungen nur, wenn man den Ösophagus abbindet und größere Mengen Flüssigkeit einspritzt (Octopus, Eledone, Sepia).

Bei Loligo gelang Bourquelot der Nachweis einer scheibenförmigen Klappe am Eingang des Cökums, die sich nach außen (vom Cökum her) öffnen kann, und sich dann vor die Darmmündung legt: So muß der Leber-Pankreassaft in den Magen eintreten, ohne (durch den Darm) verloren gehen zu können. Für gewöhnlich jedoch verschließt dieses Ventil den Zugang zum Cökum und läßt dann die Passage: Magen — Darm offen. Cuvier (Traité d'Anatomie comparée) hatte diese Klappe schon gesehen, ohne daß er ihre Bedeutung richtig erkannt hätte. Bei den anderen Cephalopoden dürften Schleimhautfalten die Stelle jener Klappe einnehmen, die bei ihnen nicht nachzuweisen ist.

Gleich Bourquelot behauptet Sellier[3]), bei 50 Sepien und 35 Loligo niemals Nahrungsteilchen im Cökum gefunden zu haben.

a) Lassen wir die Frage bezüglich des Cökums zunächst beiseite und wenden wir uns den Untersuchungen zu, welche eine absorptive Funktion der Leber ausschließen sollen[4]):

[1]) Bert, Paul, C. R. Acad. Sc. Paris T. 65, 1867, p. 300.
[2]) Bourquelot, Em., Arch. Zool. expér. (2) T. 3, 1885, p. 1.
[3]) Sellier, J., C. R. Soc. Biol. Paris T. 63, 1907, (Nr. 2), p. 705.
[4]) Auch Enriques spricht sich gegen die Annahme aus, als könne Nahrung durch die dünnen Gänge in die Leber dringen (Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281).

Cohnheim[1]) arbeitet (leider) am ausgeschnittenen Darmtrakt, die Leber inbegriffen. Er füllt den Darmkanal mit Seewasser, dem er Jodnatrium zusetzt, und kann hernach niemals Jod in der Leber nachweisen. Falloise[2]) hatte Krabben mit Farbstoffen (Carmin) injiziert und an Cephalopoden verfüttert, nie fand sich der Farbstoff in der Leber.

Allen diesen Angaben treten nur zwei Autoren entgegen: Saint-Hilaire[3]) und Cuénot[4]) (S. 237). Allerdings fand auch Cuénot, daß feste Körper — Carminpulver — nicht in die Leber gelangen; Farblösungen aber, die verfütterten Krabben injiziert worden waren, fanden sich in der Leber und zwar im allgemeinen in den Vakuolenzellen (Jodgrün, Indigocarmin). Da Indigocarmin zu gleicher Zeit nicht in der Niere gefunden worden war, so schloß Cuénot, der Farbstoff sei nicht vorab ins Blut getreten und von da, auf dem Wege der Exkretion, in die Leberzellen: denn dann müßte erfahrungsgemäß der Farbstoff auch in der Niere nachzuweisen sein. Die Farbstoffe werden von den Leberzellen nicht an das Blut abgegeben (Fonction d'arrêt), sondern mit den Vakuolen später in den Darm ausgestoßen[5]) (S. 239).

Leider hat Cuénot seine Versuche ganz auf Farbstoffe beschränkt, deren eigenes, spezifisches Vermögen, in gewisse Zellen einzudringen, sie zum strengen Beweis einer absorptiven Funktion ungeeignet macht.

b) Müssen wir die Leberabsorption, als immerhin zweifelhaft, der Aufmerksamkeit der Nachuntersucher empfehlen, so sind wir bezüglich der Frage nach der Absorption im Cökum besser daran. Enriques, Falloise und Cuénot (Carminpulver bei Octopus) beobachteten das Eindringen fester Nahrung in das Cökum; allerdings scheint es der Bau der Cökalmündung (siehe Bourquelot) mit sich zu bringen, daß nur sehr fein verteilte oder gelöste Nahrung in das Cökum gelangen kann.

2. Der Ort der Absorption.

a) Das Cökum. Daß Fett im Cökum absorbiert werden kann, dürfte feststehen (Enriques, Cuénot). Schon Livon[6]) hatte in den Zellen des Cökalepithels Fett nachgewiesen. Enriques untersucht mit Osmiumsäure behandelte Schnitte durch das Cökum gut gefütterter Tiere, und findet in den Epithelzellen reichlich Fett (Fig. 162 a).

Das Epithel des Cökums scheint zur Absorption sehr gut geeignet zu sein. Im Gegensatz zum Magen fehlt hier die Cuticula, das Epithel bildet komplizierte, mit sekundären Fältchen bestandene Falten (Vergrößerung der Oberfläche, siehe Livon S. 113). Die „cylindrokonischen" Wimperzellen dieses Epithels, zumal die hohen Zellen, welche die Wellen der sekundären Fältelung bilden, nehmen besonders reichlich Fett auf (Enriques). Das Fett wird hier offenbar in chemisch veränderter Form (wie auch bei anderen Tieren) aufgenommen, denn auch hier läßt sich im Vorderrand der Zelle kein Fett nachweisen; im Plasma, das auf den fettfreien Saum

[1]) Cohnheim, O., Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 35, 1902, S. 416. Ich glaube, daß auch bei Krebsen etwa, am ausgeschnittenen Darmtrakt und innerhalb der kurzen Zeit des Überlebens, keine Stoffe in die Mitteldarmdrüse dringen würden.

[2]) Falloise, A., Arch. intern. Physiol. Vol. 3, 1906, p. 282.

[3]) Saint-Hilaire, C., Rev. Sc. nat. St. Pétersbourg Ann. 4, 1893, p. 114.

[4]) Cuénot, L., Arch. Zool. expér. (4) T. 7, 1907, p. 227.

[5]) Ein strengerer Beweis dafür, daß die Farbstoffe wirklich durch jene vakuolären Sekretzellen absorbiert werden, wäre sehr erwünscht!

[6]) Livon, Charles, Journ. Anat. Physiol. Paris T. 17, 1881, p. 97.

folgt, erscheint es dann in Gestalt feiner — weiter basalwärts in Gestalt gröberer Tröpfchen. Einige Zeit nach der Nahrungsaufnahme (erst dann) erscheint das Fett auch im subepithelialen Bindegewebe. Cuénot ist der Meinung, das Cökum diene der Resorption des Fettes, die Leber aber der Resorption gelöster Substanzen.

b) Der Magen. Enriques findet auch in den außerordentlich stark cuticularisierten Zellen des Magens, nach Fütterung, viel Fett und zwar durch die ganze Zelle, abgesehen von einem distalen Saum, gleichmäßig verteilt (nach Enriques' Figuren = 162 c!). Man könnte diese Verteilung, jedenfalls aber die Stärke der Cuticula als Argument gegen die Behauptung einer Magenabsorption ins Feld führen. Es gibt genug Beispiele für Zellen, die Fett speichern, ohne es unmittelbar aus dem Chymus zu absorbieren. Zu beachten ist aber, daß im subepithelialen Bindegewebe des Magens (wie beim Coekum), Fett erst einige Zeit nach der Mahlzeit auftritt.

Fig. 162.

Sepia officinalis gefüttertes Tier. Epithelzellen des Magens (b und c) und des Coekums (a). Bei a und c Fetteinschlüsse (nach P. Enriques aus Biedermann).

c) Der Darm. Der Darm, der am Cökum beginnt, ist von ziemlich gleichbleibender Dicke, nur bisweilen erweitert er sich vor dem After etwas („Mastdarm"). Er ist bei fast allen Cephalopoden kurz und beschreibt nicht viele Windungen. Bei Loligo zeigt er ganz geraden Verlauf, bei Sepia macht er eine kleine, bei Octopus eine große, tief herabreichende Schlinge. Mehrere Windungen (Tremoctopus violaceus) gehören zu den größten Seltenheiten [1]).

Der Bau des Darmes. Die Muskularis besteht außen aus Ring-, innen aus Längsmuskeln. Das Epithel liegt in Längsfalten und besteht aus „cylindrokonischen" Flimmerzellen. Besonders in der Nähe des Magens finden sich flaschenförmige Zellen, drüsige Elemente, die offenbar Schleim produzieren. Um Fermentzellen dürfte es sich nicht handeln, wir hörten ja, daß man in Darmextrakten Fermente nicht hat nachweisen können [2]).

[1]) Nach Bronn sowie Brock, J., Morphol. Jahrb. Bd. 6, 1880, S. 185.

[2]) Nach Bourquelot, Arch. Zool. expér. (2) T. 3, 1885, p. 1 und Livon, Journ. Anat. Physiol. Paris T. 17, 1881, p. 97 (p. 111).

Die Absorption im Darm (Cohnheim)[1]. Füllt man in den ausgeschnittenen Darm von Octopus vulgaris oder Eledone moschata, Pepsin-Pepton von Casein („Plasmon"), läßt auf natürlichem Wege Leber-Pankreassekret zufließen und bewahrt den Darm in, durch Sauerstoff ventiliertem Blute 18—20 Stunden, bei erhaltener Peristaltik, so kann man im Blute folgende Substanzen nachweisen: Leucin, Tyrosin, und mit großer Wahrscheinlichkeit auch Lysin und Arginin, ferner Ammoniak. Alle diese Stoffe befanden sich vorher nicht im Blute. Da Pepton auch am Schlusse des Versuches im Blute nicht nachzuweisen ist, und wir Leucin, Tyrosin, Lysin und Arginin schon als Produkte der Octopodenverdauung (Selbstverdauung des Lebersaftes) kennen, so schließen wir: Der Darm absorbiert Verdauungsprodukte des Eiweißes, aber nicht als Pepton, sondern in Gestalt krystallinischer Abbauprodukte. Auch Jodnatrium wird aus dem Darminneren (unter sonst gleichen Bedingungen wie oben) nach außen befördert, und zwar restlos. (Kontrollversuche am abgestorbenen Darm: Durchtritt von Pepton; Jodnatrium befindet sich am Ende des Versuchs so außerhalb als innerhalb des Darmes.)

K. Weiteres Schicksal der Nahrung.

Die Nahrung, soweit sie im Darm absorbiert wurde, dürfte in den Sinus gelangen, den das venöse Blutsystem um den Darm bildet. So lehren wenigstens, wie ausgeführt, Cohnheims Versuche mit Pepton erfülltem, ausgeschnittenem Darm. Im Blute normaler, gefütterter Tiere konnten Produkte der Eiweißabsorption nie nachgewiesen werden.

Im Außenblute vermißt Cohnheim Kohlehydrate selbst dann, wenn er einen ausgeschnittenen Darm damit gefüllt hat. 2 g Rohrzucker, die er dergestalt eingefüllt hatte, waren völlig verschwunden („verbrannt", wie Cohnheim meint, S. 415).

Fett wandert nach Enriques, wie gesagt, aus den Zellen des Coekum und des Magens, in das subepitheliale Bindegewebe.

L. Peristaltik des Darmes, Enddarm, After, Kot.

Der Darm führt lebhafte Peristaltik aus, auch wenn man ihn ausschneidet und in, mit Sauerstoff ventiliertem Blute aufbewahrt (18—20, ja 22 Stunden lang, Cohnheim). Unterbricht man die Ventilation, so entfärbt sich das Blut schnell, ein Zeichen, daß der Darm in bemerkenswertem Maße Sauerstoff verbraucht.

Henri[2] hat Darmbewegung nach Reizung eines Viszeralnerven erhalten.

Der After liegt in der Mittellinie der Mantelhöhle, unter der hinteren Trichteröffnung. Bei Octopus ein einfaches rundes Loch, weist er bei den Decapoden Lappen auf. Bei den uns interessierenden Formen sind es seitliche, ei- oder lanzettförmige Anhänge, deren Funktion unbekannt ist. Der Kot gelangt durch den Trichter nach außen. Einen Sphincter ani beschreibt Livon[3].

---

[1] Cohnheim, Otto, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 35, 1902, S. 416.
[2] Henri, Victor, C. R. Soc. Biol. Paris T. 55, 1903, p. 1488.
[3] Livon, Journ. Anat. Physiol. Paris T. 17, 1881, p. 97 (p. 112).

In den Enddarm, dicht bei seinem Übergang in den After mündet der Ausführungsgang der Tintendrüse („Tintenbeutel"). Ihr Sekret, die Tinte, stoßen die Tiere, wenn sie gereizt werden, aus; das sich trübende Wasser verbirgt sie vor den Feinden (ausschließlich Schutzwaffe, Sepia und andere).

M. Reservestoffe, Chemie der Leber.

Bezüglich der Frage nach Reservestoffen in der Leber ist folgendes zu bedenken: hat Cuénot Recht, und ist die Leber ein Absorptionsorgan, so ist das Vorkommen von Reservestoffen in den resorbierenden Zellen ebenso zu bewerten, wie das gleiche Vorkommen in den Darmepithelien und Mitteldarmdrüsen anderer Wirbelloser. Ist die Leber aber kein Resorptionsorgan, so kann sie darum doch recht wohl als Reservestoffbehälter Verwendung finden, für Reserven, die dann eben — wie bei der Wirbeltierleber, aber auch so manchen anderen Organen — in schon fertigem Zustande der Drüse durch das Blut zugeführt werden müßten. (Darm der Muschelarten, Leydigsche Zellen, Fettkörper u. a. m.). Nach Cuénot sollen die absorbierenden Leberzellen ja ohnehin die Eigentümlichkeit haben, das Aufgenommene speichern und, wenn es eben nutzlose Farbstoffe sind, wieder nach außen, in den Darm, abstoßen zu können.

a) Reserven sind tatsächlich in der Cephalopodenleber gefunden worden. Allerdings, wie es scheint, kein Glykogen.

Bourquelot[1]) hatte 1882 das Vorkommen von Glykogen in der Cephalopodenleber in Abrede gestellt: Seine amylasehaltigen Leberextrakte waren stets zuckerfrei, was bei ursprünglichem Vorhandensein von Glykogen nicht möglich gewesen wäre. Später aber[2]) gab er an, bei gut genährten Tieren in Leberextrakten kleine Mengen Glykogen haben nachweisen zu können. Allein, niemand hat diese Behauptung bestätigen können. Das Bemühen aller Autoren[3]), in den Lebern verschiedener Octo- und Decapoden Glykogen nachzuweisen, blieb ergebnislos. Und wenn in neuerer Zeit ein so erfahrener Chemiker, wie Henze, das Vorkommen von Glykogen in der Cephalopodenleber entschieden in Abrede stellt, so können wir nicht weiter Glykogen als Leberreserve dieser Tiere ansehen. Welcher Art die von Enriques in den „Kalkzellen" angenommenen Kohlehydratreserven sind, erfahren wir nicht (Fig. 161 d).

b) Der wichtigste Reservestoff der Cephalopodenleber ist Fett, welches Frenzel in den Körnerzellen fand, und welches auf makrochemischem Wege von Bourquelot (l. c. 1885, S. 61) und Henze[4]) festgestellt und qualitativ untersucht wurde. Es kommt in großen Mengen vor[5]). Ich erinnere an das Vorkommen von Fett in den Epithelien, und dem darunter gelegenen Bindegewebe von Magen und Cökum (Enriques, Cuénot).

---

[1]) Bourquelot, Arch. Zool. expér. T. 10, 1882, p. 419.

[2]) Bourquelot, Arch. Zool. expér. (2) T. 3, 1885, p. 1.

[3]) Jousset de Bellesme, C. R. Acad. Sc. Paris T. 88, 1879, p. 428; Frenzel, Nova Acta Leop.-Carol. Akad. Naturf. Bd. 48, 1886, S. 280; Henze, M., Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 43, 1905, S. 477.

[4]) Henze, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 55, 1908, S. 433.

[5]) Henze, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 417 (S. 421). Siehe auch Deflandre, C., Journ. Anat. Physiol. Paris T. 40, 1904, p. 73. Beschreibt Fett und setzt es in Beziehung zur Genitalfunktion (siehe auch Gastropoden).

c) Lipoide. Fredericq[1]) (S. 580) glaubt im Alkoholextrakt der Octopusleber Lecithin gefunden zu haben, während Bourquelot (1885, S. 61) Cholesterin vermißt.

d) Eiweißstoffe. Wir erinnern uns, daß Frenzel in den Körnerzellen der Leber Eiweißklümpchen beschreibt (l. c. S. 156). Abgesehen von ihren Löslichkeitsverhältnissen (in verdünnten Säuren, in Alkalien, nicht aber in konzentrierten Säuren; Ausnahme konz. Schwefelsäure; ferner in Kochsalzlösungen, kochendem Wasser, Alkohol, Chloroform und Benzin), ihrer Färbbarkeit (durch Jodjodkali gelbbraun, Osmiumsäure lichtbraun), endlich ihrer Form, erfahren wir über diese Klümpchen jedoch nichts.

Bourquelot (1885, S. 59) (und andere Autoren) fand — wir hörten schon davon — im Leberextrakt Leucin und Tyrosin.

Henze (1901) fand im Extrakt der Leber von Octopus vulgaris einen Eiweißkörper, der neben Eisen und Phosphor, Kupfer enthält (0,42%—0,48% Cu und 0,32% Fe in der getrockneten Substanz). Dieser Körper, vielleicht ein kupferhaltiges Nucleoproteid, ist mit dem Hämocyanin des Blutes, das weniger Cu enthält, nicht identisch[2]).

e) Die anorganischen Bestandteile der Cephalopodenleber sind uns nach obigem nun schon teilweise bekannt. Vornehmlich Eisen und Kupfer kommt vor. Die Leber ist (wie die Mitteldarmdrüse anderer Mollusken) reich an Eisen, 25 mal reicher als der Restkörper (Dastre und Floresco)[3]). 1 g frischen Lebergewebes enthält 0,09—0,12 mg Eisen, 1 g Trockenleber 0,52 mg Fe („Fonction martiale du foie", d. h. das Eisen soll hier, wie bei allen anderen Tieren die Oxydationsprozesse der Leber fördern).

Henze (l. c. 1901) findet ähnlich in der Trockenleber 0,32—0,76 ‰ Fe.

Kupfer ist — wie nach dem oben Gesagten zu erwarten — in besonders großer Menge vorhanden:

Octopusleber trocken		0,762% Cu
„	„	0,59 % Cu
Eledoneleber	„	0,19 % Cu
Sepialeber	„	0,32 % Cu

(zum Teil nach Auswaschung der Blutgefäße mit Seewasser).

Daß die „Kalkzellen" der Cephalopoden (im Gegensatz zu denen der Pulmonaten) keinen Kalk enthalten, hörten wir schon.

Die Farbstoffe der Leber.

a) Gallenfarbstoffe. Fredericq, Bourquelot und Frenzel suchten vergeblich in der Cephalopodenleber nach Gallenfarbstoffen[4]).

---

[1]) Fredericq, L., Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 578.

[2]) Er gehört auch nicht dem, in der Leber kreisenden Blute an, da dieses zuvor durch Ausspülen der Blutgefäße entfernt worden war. Auch Griffiths (Chem. News Vol. 47, 1883, p. 37) hat gelegentlich „Pseudokrystalle" eines Cu-haltigen Eiweißkörpers gefunden. Ob dieser mit dem von Henze beschriebenen Körper identisch ist, ist zweifelhaft.

[3]) Dastre und Floresco, Arch. Physiol. norm. path. (5) T. 10 (Ann. 30), 1898, p. 176.

[4]) Fredericq, Arch. Zool. expér. T. 7, 1878, p. 580; Bourquelot, ibid. (2) T. 3, 1885, p. 58; Frenzel, Nova Acta Leop.-Carol. Bd. 48, 1881, p. 279. Es sei darauf hingewiesen, daß die nämlichen Autoren (an gleicher Stelle) auch Gallensäuren und gallensaure Salze vermißten.

b) Ferrin, Cholechrom, Hepatoehlorophyll (Xanthophyll).

Bezüglich der Farbstoffe und ihrer hypothetisehen Bedeutung sei auf die Sehnecken verwiesen, hier können wir nur die von Dastre und Floresco[1]) gefundenen Farbstoffe aufzählen.

Wie die Mitteldarmdrüsen anderer Mollusken etc., so enthält auch die Cephalopodenleber zweierlei Pigmente: ein wasserlösliches, sowie ein alkohol- und chloroformlösliches (siehe S. 371 die Angaben von Enriques über die Löslichkeit der Pigmente der beiden Arten von „Sekretzellen" der Leber). Das wasserlösliche Pigment, das Ferrin ist eisenhaltig (siehe S. 378), ein gelber Farbstoff mit kontinuierliehem Spektrum (Sepia, Octopus)[2]). Henze[3]) entzieht der Oetopusleber auf anderem Wege als Dastre und Floresco, ein schwärzliches Pigment: in alkalisiertem Wasser löslich, enthält es etwas Eisen, und ist reich an Kupfer und Phosphorsäure (siehe auch S. 378).

Das alkohol-chloroformlösliehe Pigment. (Dastre und Floresco). 1. Sepia officinalis besitzt soleh einen Farbstoff von gelber bis rötlicher Farbe, mit kontinuierliehem Spektrum: „Cholechrom": 2. Octopus vulgaris besitzt einen fahlen Farbstoff („Couleur fauve plus ou moins foncée"), der ein Spektrum von vier Streifen zeigt[4]), ähnlich denjenigen des Chlorophylls. Die Verfasser stehen nicht an, auch bei diesem rein carnivoren Tiere von Hepatochlorophyll (nach Mac Munn[5]), beziehungsweise Hepatoxanthophyll) zu sprechen[6]).

Die Arthropoden.

Man pflegt die Arthropoden je nach Art ihrer Atmungsorgane in Branchiaten und Tracheaten einzuteilen. Während man zu den Tracheaten die Spinnen, Onychophoren, Myriapoden und Insekten rechnet, gehören zu den Branchiaten lediglich die Crustaceen, mit denen wir uns zunächst zu beschäftigen haben.

I. Die Crustaceen.

A. Allgemeines über die Organisation der Verdauungsorgane der Crustaceen.

Die Crustaceen zeigen große Mannigfaltigkeit im Baue ihrer Verdauungsorgane. Zunächst ist für alle Crustaceen, ja alle Arthropoden charakteristisch, daß die Organe der Nahrungsaufnahme gebildet werden durch eigens dazu umgestaltete Körpergliedmaßen, die den Mund umstellen und die dazu dienen, die Nahrung in geeigneter Weise dem

[1]) Dastre, A. und N. Floreseo, Arch. Physiol. norm. path. (5) T. 10, (Ann. 30), 1898, p. 289.
[2]) Gleicher Befund Paladino, R., Bioehem. Zeitschr. Bd. 28, 1910, S. 56.
[3]) Henze, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 33, 1901, S. 422 ff.
[4]) Durch Paladino bestätigt.
[5]) Mac Munn, Proc. R. Soc. London Vol. 35, 1883, p. 370.
[6]) Enriques, Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 15, 1901, S. 281, stellt das Vorkommen von Chlorophyll in der Leber der „Cephalopoden" ausdrücklich in Abrede.

Munde zu übermitteln. Allgemein[1]) führt ein kurzer Ösophagus in einen weiten Magen[2]), der bei den Entomostraken einfach[3]), bei Malacostraken aber mit komplizierten Kau- und Filtervorrichtungen versehen ist. Der Mitteldarm, bei den niederen Formen wenig differenziert, ist bei den höheren Formen zu einzelnen Blindschläuchen oder zu einem drüsenartigen Organ („Mitteldarmdrüse", „Leber" oder „Hepatopankreas" genannt) umgebildet, derart, daß, etwa bei den Decapoden, vom ursprünglich rohrförmigen Mitteldarm kaum etwas übrig bleibt. Fast ausnahmslos läuft der eigentliche Darm, das heißt der Mitteldarm, soweit er sich nicht an der Bildung der Mitteldarmdrüse beteiligt, und der Enddarm, ohne Schlingenbildung geradeswegs vom Magen zu dem, am Hinterende des Tieres liegenden After[4]). Ganz abweichend sind — wie wir zum Teil sehen werden — die Parasiten organisiert.

B. Die Lebensweise der Crustaceen.

Die meisten Crustaceen sind Wasserbewohner (daher Kiemenatmer). Echte Landbewohner sind nur die Landasseln und unter den Decapoden. Formen wie Gecarcinus und Birgus. Manche der zur Meeresfauna gezählten Krebse verbringen ihr Leben viel mehr auf dem feuchten Strande (Sandstrand) und kommen mit dem Wasser nur periodisch, ja gar nicht in Berührung (gewisse Amphipoden, Isopoden).

Viele echte Wasserformen leben auf dem Grunde und bewegen sich gehend (z. B. Brachyuren), andere sind mehr oder weniger gute Schwimmer. So Squilla und Gonodactylus, aber auch Decapoden, wie Sergestes leucifer, unter den Malacostraken, dann viele Entomostraken wie Copepoden und Cladoceren, die ein großes Kontingent zum Plankton des süßen und des salzigen Wassers stellen.

Festsitzend sind die Cirripedien.

Die Nahrung der Crustaceen.

Die höheren Crustaceen leben vorwiegend von tierischer Nahrung, doch derart, daß sie meist nicht vollkommen auf eine solche angewiesen sind und dann recht wohl als omnivor gelten können. Unter den Fleischfressern finden wir sowohl Räuber als Aasfresser. Einzelne Herbivoren kommen auch hier vor. Unter den niederen Krebsen finden wir viele Planktontiere, die sich von kleinen Organismen (Algen des Plankton, aber auch von Zooplankton) ernähren. Auch Schlammfresser sind zu erwähnen. Einige speziellere Beispiele mögen genügen.

1. Die Planktonkrebschen (Copepoden, Cladoceren). Die Ernährung der Planktonkruster bot aus zwei Gründen ein interessantes Problem: Einmal kommen diese Tiere in hervorragender Weise als Fischfutter in Betracht und sind daher mitsamt ihrer Ernährung von großer praktischer Bedeutung, dann aber mußte es biologisch rätselhaft erscheinen, daß enorme Mengen dieser Tierchen in einem Wasser leben konnten, in welchem man nicht imstande war, hinreichend kleine Orga-

[1]) Ausgenommen sind nur einige Parasiten, wie wir sehen werden.

[2]) Dieser Begriff „Magen" ist aber vorderhand nur morphologisch zu verstehen. Physiologisch hat der Magen der Entomostraken mit demjenigen der Malacostraken gar nichts zu tun. Wir verstehen hier unter Magen nur eine Erweiterung des Darmtraktes, die auf den Ösophagus folgt.

[3]) Siehe S. 396.

[4]) Nur bei den Cladoceren sind Formen (Lynceus) bekannt, bei denen der Darm ein oder zwei Schlingen bildet.

nismen zu entdecken, die als Ernährer der Krebschen hätten in Betracht kommen können. Der Darminhalt, etwa der Daphniden, konnte auch keine Auskunft geben: eine körnige Masse (zerkaut), mit nur vereinzelten Flagellaten, Diatomeenteilen und Bakterien fand sich. Die Planktonorganismen (z. B. Staurastrum gracile, Peridinum), die man fand, sind viel zu groß, als daß sie den „engen Ösophagus der Daphnien oder gar Bosminen" passieren könnten [1]) „und die in fortwährender Bewegung befindlichen runden Kauplatten der Mandibeln sind wohl imstande, kleinste Körperchen zu zermalmen, aber zum Zerbeißen größerer Algen nicht fähig" (Woltereck). Es kann uns nicht wundernehmen, daß A. Pütter[2]) für seine Hypothese von der Ernährung der Wassertiere durch im Wasser gelöste Stoffe, sich insbesondere der Planktonkrebschen als Beispiel bediente. Seine Beweise für die Richtigkeit seiner Hypothese sind (vornehmlich) jener Mangel an hinreichendem Plankton, dann aber der mehr oder weniger geglückte Nachweis, daß die in Frage stehenden Krebschen tatsächlich in organismenfreien Nährlösungen zu leben vermögen [3]). Der Stand der Pütterschen Hypothese läßt sich (um das in der Einleitung Gesagte zu wiederholen), wie folgt festlegen: Auf der einen Seite zeigt der Sauerstoffkonsum vieler Seetiere einen (bei Suberites und Cucumaria auch direkt bestimmten) derart hohen Stoffwechsel an, daß die bekannte geformte Nahrungsmenge des Meeres ihn zu decken nicht hinreicht. Die von Pütter angeblich gefundenen komplizierten C-Verbindungen des Meerwassers (die dem Stoffwechsel der Algen entstammen sollen) sind nach Henze [4]) gar nicht nachweisbar. So ist entweder der Gehalt an geformter Nahrung (vielleicht zu bestimmten Zeiten, oder in bestimmten Tiefen) höher als man annahm, oder die Angaben Pütters über den Stoffwechsel der Seetiere sind falsch. Solange dieses Rätsel nicht in ganz besonders zuverlässiger Weise gelöst ist (in Anbetracht der Wichtigkeit des Problems), müssen wir daran festhalten, daß die allermeist mit komplizierten Ernährungsorganen ausgestatteten, gefräßigen Tiere, diesem Fressen ihren Unterhalt ganz, oder der Hauptsache nach verdanken.

Einen kleinen, wenn auch unvollkommenen Schritt ist man dieses Rätsels Lösung näher gekommen: Lohmann [5]) hat gefunden, daß der

[1]) Woltereck, R., Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrograph. Bd. 1, 1908, S. 871.

[2]) Pütter, August, Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena G. Fischer. 1909.

[3]) Knorrich. Plöner Forschungsberichte 1901 (n. Woltereck). Woltereck und M. Wolff (Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrograph. Bd. 2, 1909, S. 715) zeigten, daß seine Versuche nicht beweisend sind. Wolff aber konnte junge Exemplare von Simocephalus in altem Aquariumwasser (reich an Huminstoffen etc.), das durch bakteriendichte Filterkerze filtriert worden war, 3 Wochen lang halten, wobei mehrere Häutungen stattfanden. Ich finde keinen Beweis dafür, daß diese Häutungen (Wachstum) gleichbedeutend seien mit Massenzunahme. Die Aufnahme von Nährlösungen (falls sie vorhanden sind) durch Seetiere kann ja tatsächlich beobachtet werden, so bei hungernden Hydren, die Aufnahme gelösten Fleischextrakts (Jennings) in den Magendarmraum. Ein Beweis für die Aufnahme solcher Lösungen durch andere Körperzellen, Kiemen, oder gar hier bei kiemenlosen Copepoden durch die kutikularisierte Haut ist mir nicht bekannt (siehe das über Marennin bei Austern gesagte: angebliche Aufnahme gelösten Eisens etc. durch die Kieme und andere Epithelien).

[4]) Henze, M., Arch. ges. Physiol. Bd. 123, 1908. S. 487.

[5]) Lohmann, H., Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. Kiel, N.-F. Bd. 10, 1908, S. 131. (Siehe auch ibid. Bd. 7, 1902, S. 1. Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrograph. Bd. 2, 1909, S. 10.)

Planktongehalt der See wesentlich größer ist, als man annahm und daß zu den bekannten Formen speziell solche hinzuzuzählen seien, die ihrer geringen Größe wegen, einmal bei den älteren Fangmethoden verloren gingen, dann aber recht eigentlich als Nahrung der Planktonkruster in Betracht kommen. Das letztere hat Woltereck[1]) gezeigt; und wenn auch die, durch neueste Methoden festgestellte wirkliche Planktonmenge (durch Netz, Filter und Zentrifuge gefangen) noch nicht ausreicht, um den Stoffwechselanforderungen im Sinne Pütters zu genügen, so müssen wir — des Rätsels definitive Lösung der Zukunft überlassend — uns damit zufrieden geben, die Organismen zu kennen, die den Planktonkrustern zur Nahrung dienen, bei deren Vorhandensein sie gedeihen, bei deren Fehlen sie offenbaren Hunger leiden: Daphnia longispina (und andere Planktontiere) zeigten sich in Gewässern, die reich waren an (gröberem) Phytoplankton, viel schlechter ernährt als in scheinbar phytoplanktonarmen Seeteilen. Zentrifugierte man aber das Wasser, das bei Untersuchung mit Gazenetzen wenig Planktonalgen gezeigt hatte, so erhielt man eine große Anzahl kleinster Organismen, die dem Netze entgangen waren: winzige Flagellaten, Ciliaten, kleine Heliozoen, nackte Chrysomonaden und Gymnodinien, endlich Bakterien. In den Seeteilen, die reich an gröberem Plankton (Netzplankton) waren, in denen aber die Krebschen weniger gediehen, war auch viel weniger „Zentrifugenplankton" nachzuweisen. Auch Fütterungsversuche mit solch kleinsten Algen zeigten Woltereck, daß von ihrem Vorhandensein das Wohlergehen der Cladoceren (zu erkennen an der Pigmentierung, d. h. dem gefärbten Fett des Fettkörpers) abhängt: Je kleiner die Algen, um so besser das Gedeihen der Cladoceren. Kleinplankton pflanzlichen (aber auch wohl tierischen) Ursprungs muß als Nahrung der Cladoceren angesehen werden. Daneben kommen auch Bakterien in Betracht (Daphnia pulex-pennata)[2]). Das gleiche gilt nach Dakin[3]) auch für die marinen Copepoden (Calanus finmarchicus, Centropages hamatus, Pseudocalanus elongatus, Paracalanus parvus, Acartia clausi, Acartia bifilosa, Acartia longirema, Oithonia similis). In der grünen Masse, die den Inhalt des Darmes darstellt, fanden sich hauptsächlich Diatomeen. Es konnten ihrer bis an 200 in einem Darme gezählt werden, alle zu klein, um durch feinste Müllergaze zurückgehalten zu werden. Neben Diatomeen herrschen Peridineenarten (Dinoflagellaten) vor, auch finden sich (seltener) Silicoflagellaten und Tintiniden, dazu noch äußerst kleine (grüne) Protophyten[4]).

Die Ernährung unserer Copepoden scheint einer gewissen Periodizität zu unterliegen, die vielleicht mit einer Periodizität des Auftretens der Nahrungsorganismen zusammenhängt. Dies gibt sich zu erkennen durch Beziehungen zwischen Maximalzahl der Copepoden und derjenigen der Nahrungswesen, ferner dadurch, daß fast alle gleichzeitig gefangenen Copepoden sich im gleichen Stadium der Verdauung befanden; wenn sie überhaupt Darminhalt aufwiesen, so waren auch fast alle jene Organismen in diesem Inhalte vergegenwärtigt.

---

[1]) Woltereck, R., l. c. (Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. Bd. 1, 1908, S. 871).

[2]) Ostwald, Wolfg., Arch. Entw. Mech Bd. 18, 1904, S. 415.

[3]) Dakin, W., J., Internat. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. Bd. 1, 1908, S. 772. Nach Jurine sollen Cyclops kleine Tiere wie Infusorien und Rotatorien fressen (n. Biedermann).

[4]) Vgl. zu alledem auch Hensen, V., Über die Bestimmung des Planktons. 5. Ber. Kommiss. wiss. Unters. deutsch. Meere, 1887.

2. Die Phyllopoden sind vorwiegend Räuber (Apus), manche aber auch herbivor (Artemia, Branchipus). 3. Die Ostracoden sind Aasfresser und spielen eine Rolle bei der Reinigung der Gewässer von tierischen Resten.

4. Die nicht parasitischen Cirripedien sind nach Gruvel[1]) Räuber, die sich kleiner Kruster (z. B. Copepoden durch Lepas anatifera), aber auch mancherlei anderer kleiner Tiere bemächtigen.

5. Die Malacostraken.

Unter den Malacostraken dürften die Carnivoren vorherrschen, die jedoch zumeist auch Pflanzennahrung nicht verschmähen. a) Herbivor sind einige Amphipoden (Gammarus pulex frißt zum Teil abgefallenes Laub), dann manche Isopoden (Asellus aquaticus frißt faulende Buchenblätter nach Dalyell, Ligidium u. a. Moose, Lereboullet). Porcellio soll Schimmel und andere Pilze fressen, ferner z. B. Oniscus faulende aber auch lebende Pflanzenteile (nach Ludwig-Leunis). Auch unter den Thoracostraken fehlen Pflanzenfresser nicht. Die Mysiden sollen von Phytoplankton leben[2]). Die Süßwassergarneele Abyoida potimirim frißt Schlamm mit seinen tierischen und pflanzlichen Elementen[3]); Endlich nennen wir zwei pflanzenfressende Decapoden: Gecarcinus und Birgus latro, welch letzterer Kokosnüsse mit den Scheren eröffnet, das Innere verzehrt; ja es ist von vielen Autoren behauptet worden, daß er sich diese Nüsse von den Bäumen holt (siehe Bronn).

b) Fleischfressende und omnivore Malacostraken:

α) Amphipoden. Genauer unterrichtet sind wir beispielsweise über die Caprelliden durch P. Mayer[4]). Er sah (S. 179) Caprella aequilibra und Caprella acutifrons verzehren: junge Caprellen, kleine Würmer, Köpfe von Tubularien, Copepoden, kleine Amphipoden, halbfaule Reste von Tieren aus Detritus. Die Caprellen hatten früher als Halbparasiten gegolten, die Bryozoenkolonien abweiden sollten[5]). Tatsächlich aber gilt die Jagd den zwischen den Bryozoen lebenden Tieren. Auch die Gammariden sind größtenteils carnivor[6]). Dybowski konnte Gammarinen des Baikalsees mit Ködern fangen (n. Bronn). β) Die meisten Isopoden leben gleichfalls carnivor. Manche fressen große Stücke Fleisch aus toten Fischen. Ich habe Exemplare von Mugil cephalus gesehen, die höchstens 24 Stunden[7]) tot, von Isopoden großenteils zerfressen waren. (Conilera cylindracea Cirolana borealis, Idothea, die daneben auch tote Mollusken, Anneliden etc. fressen, Bronn). Idothea tricuspidata jagt hingegen lebende Kruster und Muscheln (Dalyell nach Bronn), doch soll diese Art nach Möbius auch gelegentlich pflanzliche Nahrung aufnehmen.

γ) Unter den Thoracostraken sind als Räuber unter vielen anderen die Squilliden zu nennen, deren eigenartige Fangorgane wir kurz kennen lernen werden.

---

[1]) Gruvel, A. Arch. Zool. expér. (3) T. 1, 1893, p. 401.
[2]) Gelderd, Ch., La Cellule, T. 25, 1909 (n. Biedermann).
[3]) Müller, Fritz, Kosmos, Bd. 9, 1881 (n. Biedermann).
[4]) Mayer, P., Die Caprelliden des Golfes von Neapel, Fauna und Flora, Nr. 6, 1882.
[5]) Gamroth und Haller, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 33, 1879, S. 392.
[6]) Siehe oben die herbivore Lebensweise von Gammarus pulex, der aber auch Fleisch toter Tiere verzehren soll.
[7]) Solange nämlich lag das Netz, in dem sie sich gefangen hatten; die Isopoden saßen auf ihrem toten Opfer.

Besonders genau sind wir über die Ernährung unserer Hauptnutzkrebse orientiert: Flußkrebs und Hummer, beide Arten vortreffliche Beispiele für omnivore Lebensweise (unter Bevorzugung des Fleisches), für große Gefräßigkeit und das Vermögen, erstaunlich große und geschützte Beuteobjekte aufzunehmen.

Der Flußkrebs, Potamobius astacus (Astacus fluviatilis) [1]) macht aus seinem Schlupfwinkel heraus Jagd auf Insektenlarven, Wasserschnecken, Kaulquappen, gelegentlich soll er sich aber selbst einer Ratte bemächtigen können (?) und es wird angegeben, daß Krebsfischer die Krebse mit Fröschen ködern. „Der Krebs verschmäht überhaupt wenig Eßbares; Lebendes oder Totes, Frisches oder Verwestes [2]), Tiere oder Pflanzen, alles ist ihm gleich. Kalkpflanzen, wie die sogenannten Armleuchter (Chara), sind höchst willkommen, ebenso alle Arten von saftigen Wurzeln, wie Mohrrüben und man sagt, daß die Krebse manchmal kurze Exkursionen landeinwärts machen auf Suche nach pflanzlicher Nahrung (?). Schnecken werden samt der Schale aufgefressen; die abgeworfenen Häute anderer Krebse müssen die nötigen Kalkbestandteile liefern, und selbst die schutzlosen oder schwächlichen Mitglieder der Familie werden nicht verschont“ [3]). (Künstliche Fütterung mit Fleisch, Fischstücken etc.).

Ganz ähnlich ist der Hummer zugleich Räuber und Aasfresser. Herrick [4]) berichtet vom amerikanischen Hummer (Homarus americanus, Homarus vulgaris sehr ähnlich): Fische und Wirbellose aller Art, die den Seegrund bewohnen, sind seine Beute, ganz auszuschließen ist aber auch Seetang nicht (Zostera marina), der hier und da im Magen in solchen Mengen gefunden wird, daß an zufälliges Vorkommen nicht zu denken ist. An tierischen Resten fand Herrick in den Mägen seiner Hummer (Reihenfolge der Häufigkeit): Fische, Kruster, kleine Schnecken, Echinodermen und Hydroiden. Große Muscheln, (beispielsweise Mya arenaria, nach denen gegraben wird) werden zunächst zertrümmert, dann das Fleisch gefressen, kleine fanden sich ganz im Magen. Fische sollen lebend gefangen werden.

Die sehr gefräßigen Hummerlarven leben hauptsächlich von Copepoden, verschmähen aber eigentlich gar nichts. Sie fressen Fleisch, ins Wasser gefallene Insekten, Diatomeen, Algen etc. und sollen auch Kannibalen sein [5,6]).

C. Nahrungserwerb.

1. Freilebende Arten.

Beutefang durch Scheren. Die Beine der Crustaceen tragen als Endglied eine Klaue; bei den zum Greifen dienenden Beinen vermag sich diese Klaue gegen das vorletzte Glied auf besondere Weise zu bewegen.

---

[1]) Ich möchte mir erlauben gegen die Nomenklaturregel den Namen Astacus zu verwenden, da er der geläufigere ist.

[2]) Wirklich Verwestes soll aber nur im größten Notfalle aufgenommen werden (Dröscher n. Biedermann).

[3]) Huxley, T. H., Der Krebs, eine Einleitung in das Studium der Zoologie (Internat. wiss. Bibl. Bd. 98). Leipzig, F. A. Brockhaus.

[4]) Herrick, Francis Hobart, The American Lobstr. Bull. U. S. Fish. Comm. 1895, p. 1.

[5]) Herrick, ferner Williams, 37. Ann. Rep. Commiss. Inland Fisch. Rhode Island 1907, p. 154.

[6]) Parasitismus siehe folgenden Abschnitt.

Zwei Fälle sind hierbei möglich: 1. das vorletzte Glied verlängert sich über die Stelle, wo die Klaue eingelenkt ist, hinaus und dieser Fortsatz ragt ebensoweit vor wie die Klaue: dann arbeiten beide zusammen wie die Branchen einer Schere oder einer Pinzette (Krebsscheren). 2. Die Klaue sitzt am Ende des vorletzten Gliedes, das Gelenk ist aber so gestellt, daß die Spitze der Klaue nach hinten (d. h. also dem Krebskörper zu) sieht und gegen das vorletzte Glied anschlägt, wie die Klinge eines Taschenmessers gegen den Griff („Greiffuß, Greifhand oder Raubfuß"). Zahnartige Höcker und Haare beteiligen sich daran, das Organ zu einem kombinierten Greif- und Zertrümmerungsapparate zu gestalten. Kleinere und größere Scheren oder Raubfüße sind sehr verbreitet bei den Krebsen. Bei gewissen Amphipoden kombiniert sich der Greiffuß mit einer Giftdrüse (Phronima, Caprella, Fig. 163). An der „großen Greifhand" der Caprelliden münden solche Drüsen in der Mitte des Palmarrandes, d. h. derjenigen Kante, gegen welche die Endklaue anschlägt. Hier erhebt sich ein spitzer Zahn, den der Drüsengang durchbohrt[1]). Daß es sich wirklich um Giftdrüsen handelt, ist keineswegs erwiesen. Das Packen und Zerreißen der Beute mit den „Greifhänden" konnte P. Mayer beobachten (S. 177); diese Organe gelangen insbesondere größeren Tieren gegenüber zur Verwendung. Kleine Tiere sollen sich zuweilen an den Fühlern fangen, die periodisch zwischen den zusammengelegten Maxillarfüßen und dem ersten Beinpaare abgewischt werden, und welche dann die Beute dem Munde übergeben. Das Ergreifen der Beute durch die Greifhände der Squilliden oder die Scheren etwa der Dekapoden, ist allbekannt. Diese Organe finden übrigens vielseitige Verwendung: zur Verteidigung, um sich festzuhalten etc. Herrick (l. c. S. 31) beobachtete einen amerikanischen Hummer, der eine Schnecke (Sycotypus canaliculatus), allerdings erst nach längerem Fasten angriff und mit einer der Scheren Stück für Stück von der Schale abbrach. Bei der schlammfressenden Garneele Atyoida potimirim dienen die Scheren des 1. und 2. Fußpaares zum Schlammschöpfen. Die Scherenbranchen sind mit langen Borsten bestanden, die, eigenartig angeordnet, wie Pinsel etwa den Schlamm zu schöpfen vermögen (Fritz Müller, Kosmos Bd. 9, 1881).

Fig. 163.

Caprella dentata, Palmarteil der großen Greifhand und Klaue eines ganz alten Männchens zur Demonstration der inneren Gruppe der Handdrüsen. Bei o Siebplatte der Ausführungsgänge (nach P. Mayer).

Die Planktonfresser strudeln ihre Nahrung durch schwingende Bewegungen ihrer, mit Borsten bestandenen Extremitäten zum Munde, der sie einsaugt. Auch Eidotter, Milchkügelchen und Carmin werden dergestalt aufgenommen[2]).

[1]) Mayer, P., Die Caprelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora, Nr. 6, 1882.

[2]) Hardy, B. und W. Mc Dougall, Proc. Cambridge phil. Soc. Vol. 8, 1893, p. 43, u. Biedermann.

2. Mehr oder weniger festsitzende oder als Parasiten oder symbiotisch lebende Arten.

a) Holzbohrende Arten. Es gibt marine Iso- und Amphipoden, die in Holz (unter Wasser) Gänge graben, in denen sie sich aufhalten. Durch diese Tätigkeit können sie schädlich werden. Limnoria lignorum (White gleich L. terebrans Leach, ein Isopod) dringt mehrere Zoll ins Holz ein. Die Löcher werden mit den Kiefern ausgegraben, sind zylindrisch, glattwandig und haben einen Durchmesser von $^1/_5$ Zoll. Das Holz wird im Magen gefunden, und da weitere Nahrung nicht nachgewiesen werden konnte, so nimmt man an, daß das Holz tatsächlich gefressen wird. (Ähnlich Sphaeroma terebrans und S. vastator unter den Isopoden, Chelura terebrans unter den Amphipoden. Bronn).

b) Die meisten festsitzenden Arten gehören zur Ordnung der Cirripedien[1]). Die nicht parasitären Cirripedien sitzen mit dem Kopfende fest, an der Unterlage angekittet durch das Sekret einer Zementdrüse. Der eigentliche Körper ist von einer Schale umgeben, die am Hinterende eine Öffnung hat, aus der 6 Paar[2]) „Rankenfüße" hervorragen (Fig. 164 R). Es sind echte „Spaltbeine", bei denen auf zwei einfache Basalglieder zwei nebeneinander stehende runde Geißeln folgen, beide aus einer größeren Zahl von Gliedern zusammengesetzt. Sie sind in der Richtung nach dem Munde gekrümmt; ihm die Nahrung zuzuführen, ist ihre Aufgabe. Dabei sind sie in einem Kranze so gestellt, daß sie mit ihren Borsten und Haaren etwa einen langen (hohlen) Kegel umschließen, an dessen Spitze der Mund liegt, und dessen offene Basis ins Freie ragt. Dieses kegelmantelförmige Beinsystem wird periodisch zur Schalenöffnung hervorgestreckt, zumal die hinteren Beine (dorsaler Teil des Kegelmantels). Alle ihre Teile spreizen sich; dann krümmen sich die hinteren dorsalen Beine ventral, um mit einem Rucke senkrecht gegen den Mund hin eingezogen zu werden. So wirkt der ganze Hohlkegel wie eine Art Falle. Ist sie geschlossen (nach dem Rucke), so sollen die vorderen Beinpaare die gefangene Nahrung dem Munde mit seinen Freßwerkzeugen übergeben. Diese Bewegungen wiederholen sich in regelmäßigem Rhythmus[3]). Läßt man auf den skizzierten Fangapparat, der sich also in rhythmischer Bewegung befindet, irgend ein Partikel beliebiger Art fallen, so beobachtet man folgendes[4]), wenn das Stoffteilchen einen der Zweige eines Spaltfußes berührt. Nur dieser Zweig reagiert: rankenförmig schlägt er sich nach innen um das Objekt, das durch ihn und seine

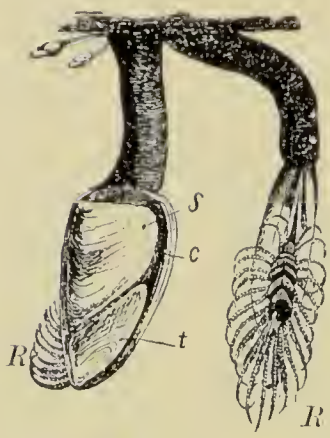


Fig. 164.
Lepas anatifera. c Carina, t Tergum, s Scutum, R Rankenfüße (nach Schmarda aus Hertwig).

[1]) Arten mit beschränkter Ortsbewegung gibt es auch unter den Amphipoden (zur Familie der Podocerinen gehörig), die in selbstgemachten Röhren wohnen, oder wie Corophium longicorne (gleiche Familie), Gänge in den Sand (im Bereiche der Ebbe) bohren. Bekannt ist auch, daß Phronima sedentaria ♀ Pyrosomen leerfressen und dann mit der Brut in den glashellen Tönnchen wohnen (auch in anderen ähnlichen Gebilden).

[2]) 3 Paar bei den Gattungen Alcippe und Cryptophialus.

[3]) Darwin, Monograph of the Sub-Class Cirripedia. 1. Lepatidae, London 1851. 2. Balanidae etc. London 1854, nach Bronn.

[4]) Gruvel, A., Arch. Zool. expér. (3), Tome 1, 1893, p. 401 (auf p. 550).

zahlreichen Borsten vollkommen festgehalten wird. Mit brüsker Bewegung schiebt sich der Zweig zwischen die „Maxillarfüße", d. h. die vorderen Beinpaare, streift die Beute da ab und streckt sich zur normalen Lage aus. Wie wir das durch Darwin schon kennen lernten, übergeben die genannten vordersten Beine die Beute den eigentlichen Mundwerkzeugen. Die Rankenfüße verfügen über sehr bemerkenswerte Kraft, sie vermögen etwa Fischstücke, an denen man einen Draht befestigte, so stark zu halten, daß man sie ihnen nicht ohne Mühe entreißen kann.

c) Raumparasitismus. Die raumparasitischen Cirripedien. Viele Cirripedien sitzen auf bestimmten anderen Tieren fest, an denen sie nicht schmarotzen. Doch besteht zwischen dem Cirriped und dem Wirte eine feste Beziehung, da die Auswahl des Wirtes nicht fakultativ ist und an seine Stelle nicht etwa ein totes Objekt treten kann. Manche sitzen in Spongien, andere in Cölenteraten. Wir wollen als Beispiel die Raumparasiten der Wale kurz kennen lernen (vornehmlich die Coronulidae). Diese Tiere leben in der Haut der Wale, ohne jedoch die Cutis (Speckschicht) zu erreichen. Sie veranlassen eigentümliche Wucherungen der Epidermis, derart, daß die Ansatzstelle des Parasiten gewöhnlich von einem Ringwall umgeben wird, und daß solche Wucherungen in gewisse Hohlräume der Cirripedienschale eindringen (z. B. Coronula diadema auf dem Knölwale)[1]). Diese „Walfischpocken", die ihrem Wirte keineswegs Nahrungssäfte entziehen, haben von ihrem Sitze den Vorteil, daß der Wirt ein Planktonfresser ist, gleich ihnen, und sie daher planktonreichen Gewässern zuführt. Manche Raumparasiten bohren sich in Skelettteile bestimmter Wirte ein, so Alcippe lampas in die Columella von Buccinum und Fusus.

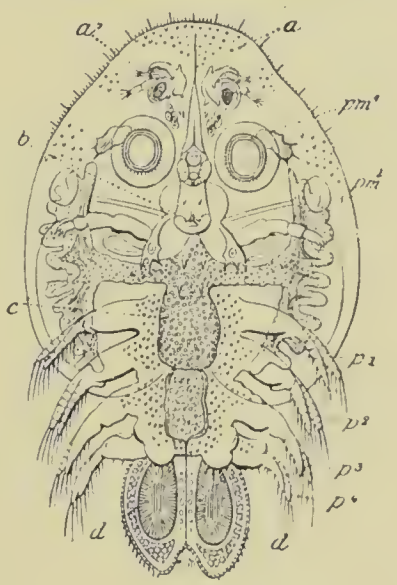


Fig. 165.

Argulus foliaceus. a Stachel, a¹ Antenne, pm¹, pm² erster und zweiter Pes maxillaris, b Mund, c Darm mit Mitteldarmdrüse, d Abdomen, p¹—p⁴ Spaltfüße des Thorax (nach Leunis-Ludwig aus Hertwig).

d) Parasiten. Echte Parasiten finden wir hauptsächlich unter den Copepoden, Cirripedien, Amphipoden und Isopoden, auf die sie sich aber nicht völlig beschränken[2]).

α) Ektoparasiten. Die parasitären Copepoden sind meist Blut- und Säftesauger an Fischen. Ähnlich wie wir das bei blutsaugenden Insekten sehen werden, sind auch hier die beißenden Mundwerkzeuge zu Saugorganen umgebildet. Allgemein wird bei den Krebsen der Mund durch zwei Platten, Ober- und Unterlippe, eingefaßt, unpaare Bildungen des Panzers, keine umgewandelten Extremitäten. Diese verlängern sich bei den blutsaugenden Copepoden zu einer Art Rüssel, einem Rohr, in welchem ein Paar Stechwerkzeuge, Stilette sich auf und ab bewegen können, zu denen die Mandibeln (Oberkiefer) umgebildet sind. Die den Unterkiefern (ersten Maxillen) anderer Krebse entsprechenden Gebilde sind zwei Taster zu beiden Seiten des Rüssels, und die folgenden zweiten Maxillen sind zu Haftorganen umgeformt.

[1]) Braun, Sitz.-Ber. physik.-ökonom. Ges. Königsberg. Jahrg. 45. 1904, S. 71.

[2]) z. B. schmarotzt der Decapod Pinnaxodes chilensis im Enddarm von Strongylocentrotus gibbosus.

Zu nennen wären hier auch die Branchiuren (Argulidae), deren Mundwerkzeuge gleichfalls zu Saug- und Haftapparaten umgebildet sind. (Argulus foliaceus, die gemeine Karpfenlaus, Blutsauger an Barschen, Karpfen und Hechten. Der Basalteil der ersten Maxillen ist bei A. je zu einer Haftscheibe umgestaltet. Fig. 165 pm[1]). Unter den zahlreichen parasitären Amphipoden seien die „Walfischläuse" erwähnt, die als Ektoparasiten auf der Haut der Cetaceen leben und, sich einbohrend, Epidermispartikelchen fressen [1]).

β) Entoparasiten. Auch echter Entoparasitismus kommt, wenn auch seltener vor. Manche Copepoden bohren sich mehr oder weniger tief in die Gewebe von Fischen ein (Penella, Lernaeocera, so Lernaeocera cyprinacea in der Muskulatur von Karpfen und Karauschen. Die ♀ von Sapphirina schmarotzen in Salpen, während die ♂ freileben). Über einen Fall ganz ausgesprochenen Endoparasitismus berichtet Hérouard [2]). Er fand an Stelle der Gonaden eines Schlangensterns (Amphiura squamata) ein total deformiertes parasitäres Copepodenweibchen, Philichthys amphiurae, dessen Anwesenheit ein Veröden der Gonaden des Schlangensterns mit sich bringt, während der Copepod das, für die Reife der Sexualprodukte des Wirts bestimmte Material, für sich, seine Eier und seine Männchen verwertet. Um den Gonadenraum für die ganze Parasitenfamilie zu erweitern, sind die Extremitäten des Copepodenweibchens zu rippenförmigen Bögen umgestaltet, die das Wirtsgewebe auseinandersperren. Die große (zweite) Antenne sowie die abdominalen Extremitäten sind dabei in die Wand der Genitalsäcke des Wirts versenkt („incrustés"), doch wohl nicht nur, um sie zu dehnen, sondern auch der Ernährung des Parasiten wegen. Am Weibchen hängen stets 1—4 Männchen.

Die Larven der Monstrilliden (Copepoden) leben parasitisch im Blutgefäßsystem sedentärer Polychaeten. Auch den erwachsenen Tieren fehlt ein Darm, der Ösophagus ist blind geschlossen.

Die Rhizocephalidae. Eine sehr eigenartige Form des Parasitismus findet sich bei der Unterordnung Rhizocephalidae der Cirripedien. Tiere, die an sich als Ektoparasiten imponieren, die aber ein Netz von Röhren durch den ganzen Organismus des Wirtes senden, ihn seiner Säfte zu berauben.

Wir wollen mit dem bekanntesten Beispiele beginnen: Sacculina carcini (Fig. 166).

Der Körper dieser Parasiten ist total umgestaltet. Er ist von sack- oder wurstförmiger Gestalt. Es fehlen ihm die Extremitäten, die Gliederung. Die systematische Stellung der Tiere ist nur auf Grund ihrer Ontogenie festzustellen. Vom Cirriped erkennt man nur noch den Stiel, mit dem sich ja viele Cirripedien z. B. Lepas, festsetzen und der auch unserer Sacculina zum Anheften an den Wirt dient (p). Ferner ist die Schale oder der Mantel vorhanden, hier unverkalkt, häutig. Er hat am aboralen (also dem Stiele entgegengesetzten) Ende eine Öffnung, die Schalenspalte, die hier jedoch mit der Ernährung nichts mehr zu schaffen hat (Eientleerung). Eigentliche Verdauungsorgane fehlen. Der Stiel wird von einem Kanal durchsetzt, der einerseits mit den nahrungsaufnehmenden Schläuchen, die sich innerhalb des Wirts befinden, andererseits mit einem kleinen epithelumkleideten Sacke, am Vorderende des Parasiten, kom-

[1]) Braun, Sitz.-Ber. physik.-ökonom. Ges. Königsberg. Jahrg. 45, 1904. S. 71.
[2]) Hérouard, E., C. R., Acad Sc. Paris, T. 142, 1906, p. 1287.

muniziert. Jener Sack stellt den Rest der Verdauungsorgane dar. Der Stiel gleicht einem altmodischen Lokomotivschornstein, der eine Art gezackter Krone trägt, oder wie man auch sagen kann, distal mit einer trichterförmigen Erweiterung mit gezacktem Rande mündet (Fig. 166 mb). Der Stiel wird in die Körperwand des Wirts versenkt.

Als Wirt kommt für Sacculina carcini Carcinus maenas, aber auch andere Brachyuren in Betracht[1]); ähnlich lebt Peltogaster paguri an Pagurus. Sacculina carcini setzt sich mit dem Stiele an der Unterseite von Carcinus fest, am Cephalothorax und zwar an dessen Übergang zum (eingeschlagenen) Abdomen; so sitzt der Parasit zwischen Sternalplatte

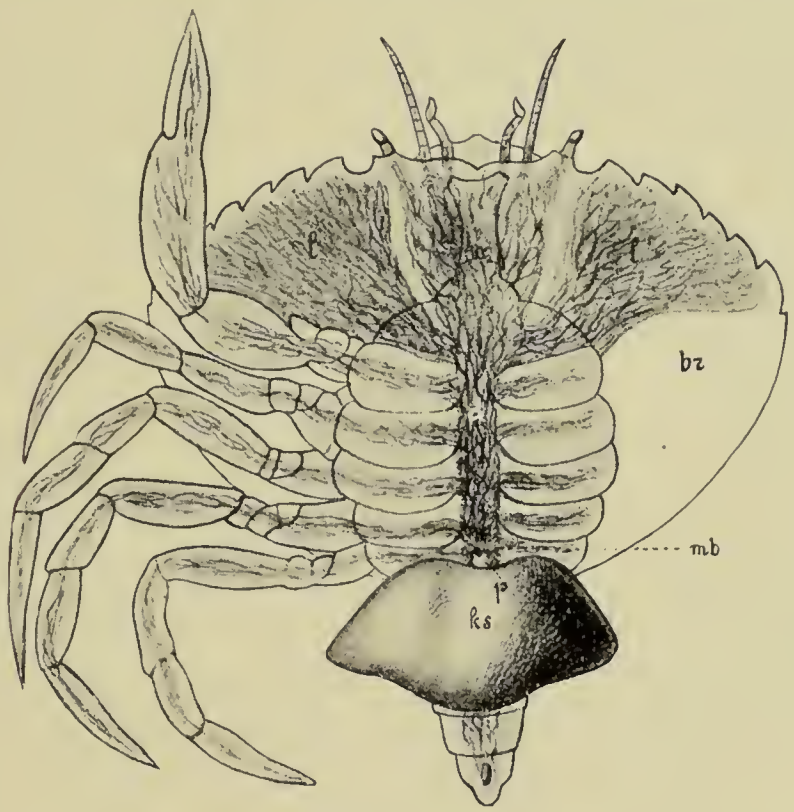


Fig. 166.

Sacculina carcini, in situ am Wirte, br Kiemengegend, l Mitteldarmdrüsenregion, d Darmregion des Wirtes (Carcinus), ks Körper, p Stiel der Sacculina, mb seine Krone, von der alle Wurzeln, die innerhalb des Wirtes angedeutet sind, ausgehen (aus Lang).

und Abdomen eingeklemmt fest. Von der Krone des Halses aus entspringen zahlreiche dünne, fadenförmige Röhrchen, die (von Fr. Müller und Anderson entdeckt) von Jourdain „Stomatorhizes" genannt werden. Diese langen Gebilde dringen in den Wirt ein, verzweigen sich vielfach und umspinnen die Organe der Krabbe. Hauptsächlich umspinnen sie die Verdauungsorgane, insbesondere die Mitteldarmdrüse zwischen deren Drüsenschläuche sie eindringen. Auch die Geschlechtsdrüse und die Muskulatur bis in die Beinspitze werden befallen: nur die lebenswichtigen Organe, wie Herz, Kieme, Zentralnervensystem werden verschont und damit das Leben der Krabbe. Die offenbar chitinigen Röhrchen sind mit einer milchigen Flüssigkeit gefüllt, in der sich viel Fett nachweisen läßt. An ihrem Ende sind sie mit sehr kleinen saugnapf-

[1]) Jourdain, S., C. R., Acad. Sc. Paris, T. 92, 1881, p. 1352.

artigen Endapparaten versehen. Der Übertritt von, der Krabbe gehörigen Stoffen auf den Parasiten, hat man am Lebenden beobachten können.

Laura gerardiae[1]) schmarotzt (in ähnlicher Weise wie Sacculina an Carcinus) an einer Antipathariengattung, Gerardia. Uns versagend, die äußere Morphologie dieses hochinteressanten Parasiten zu beschreiben, wollen wir feststellen, daß hier die Saugröhrchen, die wie bei Sacculina in den Wirt dringen, nicht unmittelbar mit dem Reste eines Verdauungsapparates kommunizieren, sondern mit einem System von „Blutkapillaren" im eigentlichen Parasiten. Das Verdauungssystem von Laura ist lange nicht so weitgehend reduziert, als dasjenige von Sacculina. Es ist ein Darm vorhanden, der stets gefüllt ist. Die Füllung gelangt aber nicht durch den verkümmerten Mund in den Darm. Ein After fehlt. Durch Druck gelingt es nicht, den Darminhalt zum Austritt aus dem Tiere zu bringen. Im Gegensatz zur winzigen Ösophagusmündung fällt die große paarige Mündung der „Leber" auf, welche eine erste Erweiterung des Mitteldarmes aufnimmt. Die Drüsencöka dieser „Leber" nun, werden von jenen beschriebenen Blutgefäßen dicht umsponnen, die mit der, dem Wirte entzogenen Nahrung gefüllt sind: Es dürfte diese Nahrung vom Drüsengewebe aufgenommen und irgendwie assimiliert werden. Lacaze-Duthiers faßt den Darminhalt als eine Art Exkret auf, als Abfallprodukt beim Reinigungsprozeß der Nahrung in der Leber. Wir müssen späterhin hierauf zurückkommen.

e) Symbiose. Vergesellschaftung von Krebsen mit Actinien kommt verschiedentlich vor. Man denke an Eupagurus prideauxi mit Adamsia palliata. Allein mir ist nur ein Fall bekannt, bei dem ein Krebs sich durch Hilfe einer Actinie Nahrung verschafft[2]). Melia tesselata ergreift Actinien (Bunodeopsis, Sagartia) mit der Schere, und löst sie vorsichtig mit dem ersten Gehbeine vom Boden ab und behält sie als Schutz- und Jagdwaffe in der eigens zu diesem Zwecke eingerichteten Schere (die sich nur lose schließt und nur kleine Zacken hat). Wird solch ein Krebs angegriffen, so streckt er dem Feinde die Schere entgegen, um sich mit den Acontien der Actinie zu schützen. Er tut das aber auch, wenn er gar keine Actinie hat, ohne irgendwelchen Versuch zu machen, den Feind zu kneifen.

Der Krebs frißt Nahrungspartikel aller Art, die am Schleime der Actinie kleben bleiben, und die er sich mit dem ersten Gehbeine holt. Er beraubt aber auch die Actinie in viel ausgiebigerer Weise: Füttert man diese mit einem großen Stücke, das seiner Größe wegen nicht sofort mit den Armen bedeckt und verschluckt werden kann, so holt der Krebs sich das Stück oder Teile davon, auch wenn es schon von der Actinie teilweise verschluckt worden war. (Ähnliches bei Polydectus cupulifer, die kleine Exemplare von Phellia tragen.)

C. Die Nahrungsaufnahme bei den freilebenden Crustaceen[3]).

1. Die Mundwerkzeuge.

Die Nahrung wird von den Greiforganen zunächst den sogenannten Mundwerkzeugen übergeben, mit deren Bau und Wirkungsweise wir uns kurz beschäftigen:

---

[1]) De Lacaze-Duthiers, Arch. Zool. expér., T. 8, 1879/80, p. 537.

[2]) Duerden, J. E., Proc. zoöl. Soc. London 1905, Vol. 2, p. 494. Die Symbiose wurde von K. Möbius 1880 entdeckt.

[3]) Nahrungsaufnahme der Parasiten siehe S. 387 ff.

Der bauchständige Mund wird vorn und hinten eingefaßt von je einer unpaaren Hautskelettplatte, der Ober- und der Unterlippe (die wir schon als Rüssel der saugenden Copepoden kennen). Von der Seite begrenzen die Mandibeln den Mund, das vorderste der zu Kauzwecken umgebildeten Beinpaare. Zu diesem ersten gesellen sich noch 2—5 weitere Extremitätenpaare, je nach Art.

Das Prinzip der Umwandlung von Beinen zu Freßwerkzeugen ist bei den Krebsen recht einfach: 1. Stellung der Gelenkachsen derartig, daß die Hin- und Herbewegungen der Beine zu zangenbranchenartigen Bewegungen in der Horizontalebene werden. 2. Starke Kutikularisierung von Teilen der Innenkante der Beine, die dann zum Kauen etc. Verwendung finden und mit Zähnen und Höckern besetzt sind. In Wirklichkeit geht, zumal bei Mandibeln und Maxillen, die Umbildung viel weiter. Anhänge der Mundwerkzeuge werden, wohl nicht immer mit Recht, als Taster gedeutet.

Wir wollen diese Mundwerkzeuge in einzelnen Spezialfällen kennen lernen.

a) Entomostraken. Die Cirripedien[1]). (z. B. Balanus tintinnabulum Fig. 167). Vor dem Munde befindet sich die halbmondförmige Oberlippe L. S. Es folgen die Mandibeln Md, mit Palpen P.M und ein Paar Maxillen Ma; nun kommt ein, ursprünglich von Darwin als zweites Maxillenpaar gedeutetes Organ, das Gruvel als unpaare Unterlippe L. I, mit zwei seitlichen Lippentastern P. L ansieht[2]). Die Mandibeln haben an der Innen- (Kau-) Seite neun starke Zähne; durch diesen Umstand und seine starke Krümmung nach innen erscheint das Organ sehr zum Kauen geeignet. Die zangenartige Bewegung geschieht durch starke Muskulatur. Die Maxillen sind gleichfalls nach innen gebogen und haben am Innenrande 15 Zähne. Sie sollen mehr zum Zerreißen, als zum Kauen der Nahrung dienen. Die Oberlippe dient beim Kauakte den Mandibeln als Widerlager.

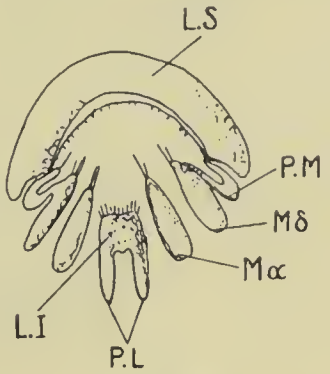


Fig. 167.

Schema der Mundwerkzeuge von Balanus tintinnabulum (nach Gruvel). L.S Oberlippe, Md Mandibeln, P.M Palpen Ma Maxillen, L.I Unterlippe, P.L Lippentaster

Die Mandibel- und Unterlippentaster dürften weniger Sinnesfunktion haben, als eine Rolle bei der Nahrungsaufnahme spielen. Sie sollen berufen sein, Nahrungsteilchen, die der Wasserstrom vom Munde wegzureißen droht, stets wieder zu ihm hinzuführen. Daß sie eine Nahrungswahl nicht treffen, erkennt man daraus, daß sie auch nutzlose Partikel hindurchlassen, die erst später ausgestoßen werden.

Die Mandibeln führen die angedeuteten Bewegungen von Zangenbranchen aus (von außen vorn nach innen hinten), doch so, daß sie sich vor dem Schluß, d. h. ehe sie sich auf einander zu bewegen, auch zugleich heben, hierdurch etwas über die Oberlippe gelangen, beim Schlusse ihr normales Niveau wieder erreichen und so die Nahrungsteile gegen die Oberlippe quetschen können [3]).

[1]) Nach Gruvel, A., Arch. Zool. expér. (3), T. 1, 1893, p. 401. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 117, 1893, p. 858.

[2]) Claus-Grobben spricht vom hinteren Maxillenpaar, das sich zu einer Art Unterlippe vereinigt.

[3]) Die Oberlippe trägt an ihrer Innenseite in der Mitte eine Chitinspange, mit Haaren und Stäbchen, die speziell als Kauwiderlager dient: „paragnathe".

Die Bewegungen der beiden Mandibeln können gleichzeitig oder abwechselnd vor sich gehen. Bei dem Kauakte können kleine Gipsstückchen, die man den Tieren füttert, zu Staub zermahlen werden (Lepas). Nun werden die zerkauten Teile von den Maxillen erfaßt, die sich ähnlich bewegen wie die Mandibeln und die sich hierbei kräftig mit den dazu bestimmten Teilen aneinander reiben, die Nahrungszerkleinerung vollendend. Daß der hierbei entstehende Staub den Freßwerkzeugen nicht stets durch Wasserströme entführt wird, ist einmal Leistung der „Palpen", wie wir sahen, dann aber eines Speichels, der den Staub zusammenballt (Gruvel S. 552). Nun wird das Ganze dem Ösophagus übergeben, dessen Peristaltik es in den „Magen" treibt. Unverdauliche Substanzen, soweit sie zerkaut werden können, werden in gleicher Weise behandelt, werden dann aber wieder ausgestoßen [1]). Was sich nicht kauen läßt, wird unmittelbar verworfen.

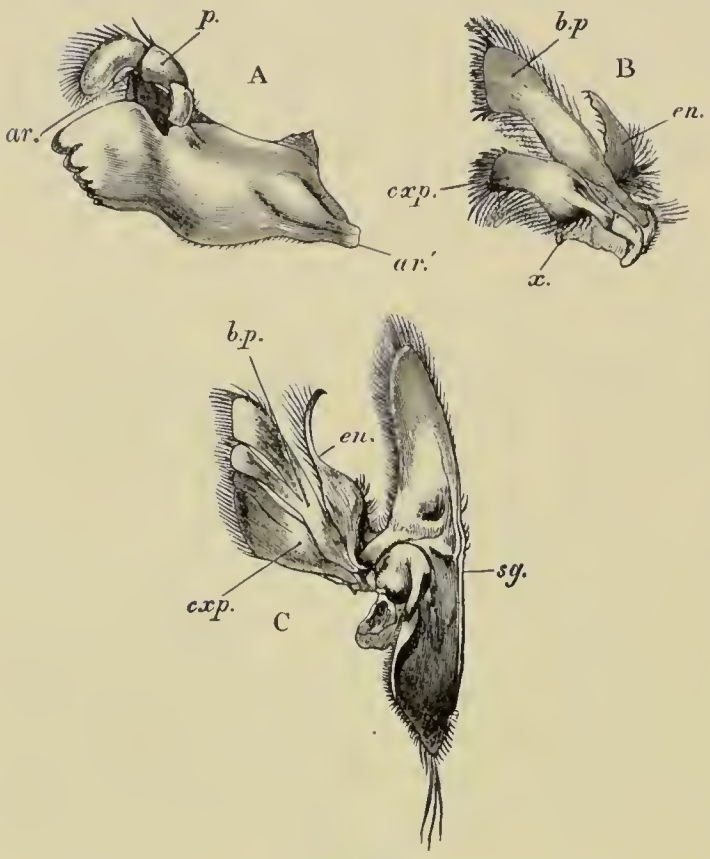


Fig. 168.

Astacus fluviatilis. A Mandibel, B erste Maxille, C zweite Maxille der linken Seite (Vergr. $^3/_1$), ar innerer, ar' äußerer Gelenkfortsatz der Mandibel, bp Basipodit, cxp Coxopodit, en Endopodit, p Taster der Mandibel, sg Scaphognathit, x innerer Fortsatz der ersten Maxille. Die Kauladen der Maxillen sind je: Coxopodit cxp und Basipodit bp (nach Huxley).

Bei den Arten, deren Nahrung aus Partikeln oder kleinen Lebewesen besteht, werden diese durch einen, durch den Schlag der Beine erzeugten Wasserstrom dem Munde zugeführt. Bei Limnadia lenticularis (Phyllopod) erzeugen Anhänge der Beine einen Wasserstom, der, am Bauch entlang, von hinten nach vorn geht. Die beiden Maxillenpaare schieben alle Nahrungsteilchen, welche in dem Strome enthalten sind, in den Raum, der zwischen Oberlippe und Mandibeln liegt. Hier findet der Kauakt und ähnlich wie bei Cirripedien die Einspeichelung statt [2]). Bei den Daphniden fängt sich die Nahrung in den reusenartig angeordneten Anhängen der Extremitäten, die als Sieb fungieren. Was sich fängt, wird den Mandibeln übergeben.

b) Malacostraken. Wir beschränken uns auf die Decapoden. Hier treten wesentlich mehr Extremitäten als Mundwerkzeuge in den Dienst der Nahrungsaufnahme: Neben dem Mandibelpaare finden sich zwei Paar Maxillen und drei Paar Pedes maxillares (Fig. 168, 169).

---

[1]) Auch bei den Caprelliden nahm man an, daß schlecht gekaute Nahrung wieder zwischen die Kauwerkzeuge gelange. Mayer (Monographie der Caprelliden, S. 178), kann das aber nicht bestätigen.

[2]) Nowikoff, Michael, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 78, 1905, S. 561.

Das Hauptorgan beim Kauakte sind auch hier die Mandibeln, die im Verhältnis sehr groß und stark verkalkt sind. Sie sind bei Palinurusarten 55 mm lang und 20 mm breit und etwa als beilförmig verbreiterte kurze Zangenarme aufzufassen. Ihre breite innere, dem Munde zugewandte Kante hat die Form je einer halbkreisförmigen, durch eine tiefe Längsrinne in zwei gezähnte Leisten geteilten Kaufläche. Die oberen und unteren Maxillen haben je zwei Kauladen (das sind zum Kauen eingerichtete Glieder der betreffenden Extremitäten cxp, bp), deren Kauflächen mit Borsten versehen sind. Auch das erste Kieferfußpaar weist noch zwei borstenbesetzte Glieder auf (cxp, bp), die den Kauladen der Kiefer ähnlich sind; die beiden weiteren Kieferfüße lassen solche vermissen und haben durchaus den Habitus von Beinen (zumal das dritte Paar; Vielgliedrigkeit des inneren Fußastes). Doch liegen auch sie noch paarweise nebeneinander mit der, allen Mundwerkzeugen gemeinsamen Stellung des, mit dem Körper ge-

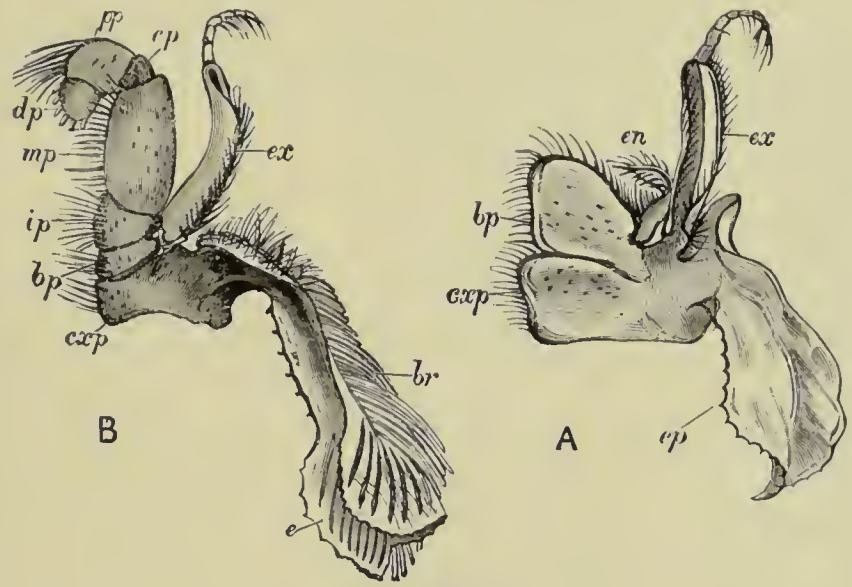


Fig. 169.

Astacus fluviatilis. A erster, B zweiter Kieferfuß der linken Seite (Vergr. 3/1), exp Coxopodit, bp Basipodit, e, br Podobranchie, ep Epipodit, en Endopodit, ex Exopodit, ip Ischiopodit, mp Meropodit, cp Carpopodit, pp Propodit, dp Dactylopodit. Coxopodit exp und Basipodit bp des ersten Kieferfußes dienen als „Kaulade" (nach Huxley).

bildeten Gelenks, sodaß sie sich zangenartig gegeneinander bewegen können. Ihre Aufgabe ist nicht so sehr, die Nahrung zu zerkleinern, als vielmehr sie festzuhalten und den kauenden Mandibeln zuzuschieben. Starke Öffner- und Schließmuskeln sind vorhanden, zumal bei den Mandibeln. Die mandibulären Kaumuskeln entspringen alle von der Körperwand, speziell die mächtigen Schließmuskeln mit breiter Basis etwas seitlich an der Rückenwand. Von da steigen diese Schließmuskeln, sich kegelförmig verjüngend, schräg nach vorn und innen abwärts, um sich mit einer Chitinsehne an den hinteren inneren Rand des Oberkiefers anzusetzen.

Alle Freßwerkzeuge (soweit sie auf Extremitäten zurückzuführen sind), tragen einen Anhang, den man als „Taster" bezeichnet.

Füttert man einen Hummer mit Fleisch, so beobachtet man nach Herrick[1]) folgendes: Eifrig ergreift der Hummer das Fleisch mit den

[1]) Herrick, Francis, Hobart, Bull. U. S. Fish. Commiss. 1895, p. 1. Homarus americanus. (p. 32).

Scheren der Gangbeine und übergibt es dem dritten Paare der Pedes maxillares. Diese halten es durch Zusammenschluß fest und drücken es gegen den Mund. Alle übrigen Mundteile sind nun in lebhafter Bewegung. Durch die Dornen der Kauladen (Cutting spines) der Maxillen und der ersten beiden Kieferfußpaare wird das Fleisch fein zerschnitten wie in einer Wurstmaschine, und ein Strom feiner Teilchen gelangt unaufhörlich in den Mund, nachdem auch die Mandibeln darauf eingewirkt haben[1]). Diese Beobachtung von der Fleischzerkleinerung durch Maxillen und die beiden vorderen Kieferfußpaare steht im Widerspruch mit dem, was wir sonst über die Wirkung der Mundteile der Decapoden wissen: 1. Dürften im allgemeinen die Mandibeln beim Kauen die Hauptrolle spielen, 2. ist in den meisten Fällen von einer minutiösen Zerkleinerung des Fleisches gar keine Rede. Stamati[2]) fand bei Astacus das gefressene Fleisch in Form eines langen Fadens im Magen vor (auch von mir beobachtet). Die Mandibeln hatten also eher das Fleisch zusammengedrückt und ihm eine Form gegeben, die es leichter verschluckbar machte, als daß sie es zerkaut hätten. Ähnliches sah Plateau bei Carcinus maenas [3]).

Fig. 170.

Pollicipes cornucopia. Gruppe einzelliger Speicheldrüsen, mit gemeinsamer Mündung (Porus). gr Sekretgranula, no Kern (nach Gruvel).

2. Speicheldrüsen.

„Speicheldrüsen", über deren Funktion wir allerdings wenig genug wissen, sind bei einer ganzen Reihe von Crustaceen beschrieben worden. Stets handelt es sich um Drüsen, die dem Vorderdarm oder den Mundwerkzeugen angehören und deren Ausführgang so gelegen ist, daß wir annehmen, das Sekret finde bei der Nahrungsaufnahme Verwendung. Bei Phyllopoden, Cladoceren, Cirripedien, Isopoden und Decapoden wurden solche Drüsen beschrieben. Einige Beispiele müssen hier genügen: Bei Limnadia lenticularis (Phyllopod) beschreibt Nowikoff[4]) neben einer schon bekannten unpaaren Speicheldrüse zwei weitere Paare solcher Gebilde, die alle nur aus wenigen Drüsenzellen bestehen [5]), in der Oberlippe liegen und in ihrem Bereiche münden. Das Sekret soll sich der Nahrung beim Kauakte beimischen.

Bei den Cirripedien scheinen sich Speicheldrüsen allgemein zu finden. Sie wurden von Nußbaum[6]) bei Pollicipes polymerus entdeckt. Sie finden sich bei den meisten Arten hauptsächlich in den „Tastern"

[1]) Die Wiedergabe einer detaillierten Beschreibung aller dieser Bewegungen muß ich mir versagen. Sie wird (zur Beobachtung) hervorgerufen durch Applikation von Muschelsaft oder Ammoniakdämpfen auf Mandibeln oder Kieferfüße.

[2]) Stamati, Grégoire, Arch. Soc. stiint. si. lit. diu Jaši. Tome 3, 1888 (nach Biedermann).

[3]) Plateau in Richets dictionaire de physiologie. Artiele Crustacés, T. 4, 1900, p. 575 (n. Biedermann).

[4]) Nowikoff, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 78, 1905, S. 561.

[5]) Unpaare und vorderes Paar je zwei große, verwachsene Zellen, das hintere Paar eine Gruppe mehrerer Zellen.

[6]) Nußbaum, M., Anatomische Studien an kalifornischen Cirripedien, Bonn 1890. Bei Pollicipes liegen die Drüsenzellen nicht nur im Unterlippentaster, sondern teilweise hinter der Lippe im Bereich des ersten Cirrenpaares, wo auch bei Balaniden einige wenige Drüsenzellen vorkommen sollen.

der Unterlippe und münden auf der nach innen gelegenen (also dem Partner zugekehrten) Seite dieser Taster: Auf einer kleinen Erhebung öffnen sich zahlreiche Poren, die je 5—6 Hälse einzelliger Drüsen aufnehmen (Fig. 170). Die Drüsenzellen selbst charakterisieren sich als solche, durch typische Granulationen, fein im Plasma, grob im Hals (gr)[1]. Das Sekret ist von gelbbrauner Farbe und benetzt die Borsten der, bei der Nahrungsaufnahme tätigen Extremitäten als eine Art Firnis („Vernis"); es ist, wie wir hörten, nach Gruvels Meinung berufen, die gekaute Nahrung zu einem Bissen zusammenzuballen.

Speicheldrüsen der Malacostraken (Fig. 171). Auch bei den Malacostraken wurden bei sehr vielen Formen „Speicheldrüsen" beschrieben. Vornehmlich sind es hier Ösophagusdrüsen, wenn auch Drüsen der Mundwerkzeuge (Labiallappen, Wallengren) nicht fehlen sollen. Die Mündungen der Drüsen (in der Ösophaguswand) sind schon mit der Lupe in Form weißer Pünktchen zu sehen. Die Drüsen sind mehrzellige, birn- oder eiförmige Einzelacini, mit langem Ausführgang, welcher die Cuticula der Schlundwand durchbohrt. Sie selbst liegen im Bindegewebe des Ösophagus eingebettet und kommen nach Wallengren nur am unteren (vorderen) Teil des Ösophagus vor[2]) (Decapoden). Die Drüsenzellen sind konisch und haben körniges Plasma (Vitzou).

Fig. 171.

Palinurus vulgaris, Durchschnitt der Ösophaguswandung. a Cuticula, b Chitinschichten, ma Matrix, gl Drüsen, d ihre Ausführungsgänge, t Bindegewebe. Stark vergrößert (nach Vitzou aus Bronn-Gerstäcker-Ortmann).

Die Funktion dieser Drüsen ist völlig unbekannt. Nur für die Isopoden liegt eine Angabe vor. Huet[3]), der bei zahlreichen Isopoden (Onisciden, Idothea, Cymothoe u. a.) Speicheldrüsen beschrieb, fand, daß, wenn man z. B. die Drüsen von Ligia oceanica zuckerfreier Stärkelösung (Kartoffelmehl) zusetzt, nach einiger Zeit Zucker nachzuweisen sei (S. 279 ff.).

---

[1]) Gruvel, Arch. Zool. expér. (3), T. 1, 1893, p. 401.

[2]) Literatur über Speicheldrüsen bei Decapoden: Vitzou, A. N., Arch. Zool. expér., T. 10, 1882, p. 451; Costes, Michel. C. R. Soc. Biol., T. 42. 1890, p. 557 (bei Pisa sollen die Ösophagusdrüsen am ganzen Ösophagus vorkommen); Wallengren, H., Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 70, 1901, S. 321; v. Apáthy, St. und Béla Farkas, Mus. Füz. Kolozsvár (naturw. Museumsh. Klausenburg), Bd. 1. 1908, S. 117.

[3]) Huet, L., Journ. Anat. Physiol. Ann. 19, 1883, p. 241.

D. Der Vorderdarm: Der Ösophagus und der Magen.

Der kurze Ösophagus führt recht allgemein bei den Crustaceen in eine Erweiterung des Darmtraktes, die man stets „Magen" genannt hat, die aber bei den Entomostraken eine ganz andere Bedeutung hat, als bei den Malacostraken. Bei den Entomostraken ist der Magen eine Mitteldarmerweiterung, nicht chitinisiert und mit Zellen besetzt, die offenkundig sekretive Funktion haben. Von ihm zweigen sich die verschiedenartigen Cöka ab, die sich bei Entomostraken nachweisen lassen und die man hier wieder „Leber", „Leberhörnchen" (bei Cladoceren) genannt hat. Es entspricht der Magen dieser Tiere eher demjenigen Gebilde, das die Morphologen bei den Schnecken „Magen" nennen. Der Magen der Malacostraken hingegen ist stark chitinisiert, hat keine drüsigen Elemente, und ist mit Kau- und Filtervorrichtungen versehen. Er ist ein Teil des Vorderdarms, an ihn setzt sich erst das Stückchen Mitteldarm an, das Vordermit Enddarm verbindet und in das die Mitteldarmdrüse mündet. Dieser Malacostrakenmagen ist daher eher zu vergleichen mit dem Kropf der Pulmonaten etwa, besser noch mit dem Kaumagen der Aplysiden. Der Magen der Malacostraken stimmt physiologisch mit demjenigen der Entomostraken nur insofern überein, als in diese Erweiterungen der verdauende Saft gelangt (obwohl er bei den Malacostraken gar nicht daselbst gebildet wird; vgl. den Kropf der Mollusken) und in ihm die erste Verdauung stattfindet. Im übrigen aber sind keine Analogien zwischen Entomostraken- und Malacostrakenmagen nachzuweisen. So werden wir den ersteren im Zusammenhange mit den anderen Mitteldarmgebilden beschreiben, den letzteren aber hier, als Stück des Vorderdarms. —

Kaumagen bei Entomostraken. Übrigens fehlt auch bei Entomostraken eine mehr oder weniger stark chitinisierte Partie des Ösophagus, die man Kaumagen nennen könnte, nicht völlig. Die (pöcilopoden) Ostracoden haben eine Erweiterung des Vorderdarms (an seiner Mündung in den Mitteldarm), die man Proventriculus, oder Kaumagen nennt. Er ist mit eigenartigen Chitinspangen und Borstenreihen („Reibezeug") ausgerüstet. (Gerstäcker in Bronn nach Zenker.)

Aber selbst bei Copepoden ist eine Stelle des Ösophagus nachzuweisen, die mit dem Kaumagen der Malacostraken analogisiert werden könnte. Der Ösophagus der Copepoden ist sehr muskulös und erweiterungsfähig. Die Erweiterung besorgen radiäre Muskeln, die vom Ösophagus in allen Richtungen zum Integumente ziehen, während Ringmuskeln die Verengerung erzielen. Beide zusammen, in peristaltischem Nacheinander, bedingen den Schlingakt. Beim kontrahierten Ösophagus liegt das chitinisierte Epithel in Längsfalten, die verstreichen, wenn das Organ sich dehnt. Chitinbekleidung und Ringmuskulatur sind im oberen, dem Magen zunächst gelegenen Teil besonders stark entwickelt und entsprechen hier vielleicht dem Kaumagen der Malacostraken [1]).

Die Vorderdarmgebilde der Malacostraken mit Ausnahme des Pylorusmagens. (Siehe Abschnitt F.)

Oberhalb der Mandibeln liegt der Mund, der unmittelbar in den kurzen, muskulösen Ösophagus führt, dessen chitinisierte Wand im kontrahierten Zustande auch hier in Längsfalten liegt, um dem Zuge

[1]) Dakin, Wm. J., Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrograph., Bd. 1, 1908, S. 772 (Calanus, Centropages, Pseudocalanus, Paracalanus, Acartia, Oithona).

der Dilatatoren nachgeben zu können, welche, die Leibeshöhle durchsetzend, zum Integumente gehen [1]). Ihre Antagonisten sind Ringmuskeln.

Bei manchen Decapoden (Hippolyte) stehen am Eingang des Kaumagens Borsten in Form einer Reuse, die Spitze dem Magen zugekehrt, offenbar einen Rücktritt von Mageninhalt in den Ösophagus verhindernd.

Der Magen der Malacostraken zerfällt in zwei Abschnitte: „Cardia" und „Pylorus". Die Cardia ist der „Kaumagen", der Ort erster Verdauung, in dem das Sekret der Mitteldarmdrüse unter Beihilfe des komplizierten Rühr- oder Knetwerkes auf die aufgenommene Nahrung einwirkt. Der Pylorusteil aber enthält eine Filtereinrichtung mit der Aufgabe 1. grobe Hartteile der Nahrung überhaupt fernzuhalten, z. B. Skelettteile, die durch den Mund „ausgebrochen" werden, 2. filtrierte Nahrung den Mitteldarmgebilden zuzuführen, 3. feinere, unverdauliche Rückstände unmittelbar dem chitinisierten Enddarm zu übermitteln, ohne daß die Mitteldarmgebilde von ihnen berührt würden.

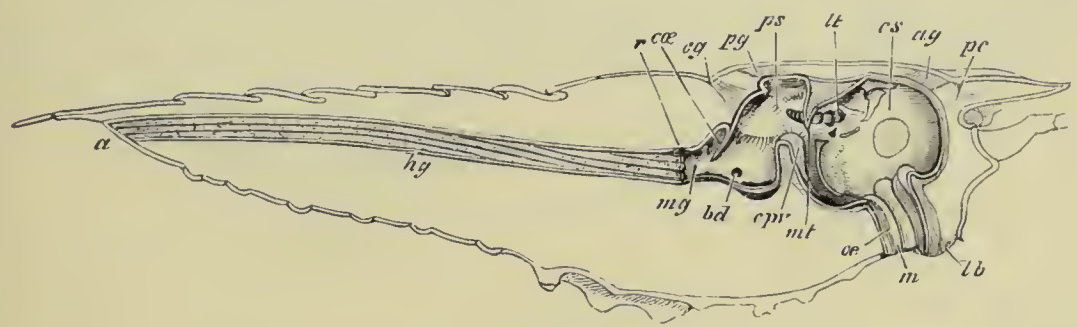


Fig. 172.

Astacus fluviatilis. Ein senkrechter Längsdurchschnitt durch den Darmkanal mit den Umrissen des Körpers; nat. Gr. a After, ag vorderer Magenmuskel, bd Mündung des linken Ausführganges der Mitteldarmdrüse, cg Nackenfurche, cae Blinddarm, cpv Cardiopyloricalklappe, cs Cardiacalteil des Magens; die kreisförmige Fläche unmittelbar unter dem Ende der Linie cs bezeichnet die Lage des „Krebsauges" der linken Seite, hg Enddarm, lb Oberlippe, lt Seitenzahn des Magens, m Mund, mg Mitteldarm, mt Mittelzahn, oe Ösophagus, pc Scheitelfortsatz, pg hinterer Magenmuskel, ps Pyloricalteil des Magens, r ringförmiger Wulst, den Anfang des Enddarmes bezeichnend (nach Huxley).

Cardia und Pylorus, zumal bei den Decapoden, dürften zu den kompliziertesten Apparaten rein mechanischer Funktion gehören, die wir im Tierreiche kennen. In der Beschreibung müssen wir uns auf die wesentlichsten anatomischen Züge beschränken, die ausreichen, die Funktion einigermaßen verständlich zu machen.

Der Kaumagen (die Cardia) der Decapoden und die Verdauung der Nahrung in ihm (Fig. 172).

1. Die mechanischen Vorgänge. Die Cardia der Decapoden ist ein geräumiger Sack. Unten und vorn dient er dazu, die Nahrung aufzunehmen, mit dem Sekret der Mitteldarmdrüse zu vermengen, und außerdem werden wir die vordere Seitenwand (seitlich von der Ösophagusmündung) als Reservoir für Kalk kennen lernen. Muskulatur komplizierter Anordnung, so, daß die Dilatatoren in allen Richtungen zum Körperintegument gehen, und entsprechende Konstriktoren, erzeugen

[1]) Siehe auch Mayers Monographie der Caprelliden. Fauna und Flora. Nr. 6. 1882, S. 148.

Bewegungen, die vornehmlich berufen sind, den Inhalt des vorderen Teiles, allmählich in die hinten gelegene „Magenmühle“ (Huxley) zu treiben. Die Magenmühle selbst besteht aus zwei Teilen, einem unteren und einem oberen. Den unteren Teil bildet, auf beiden Seiten der hinteren

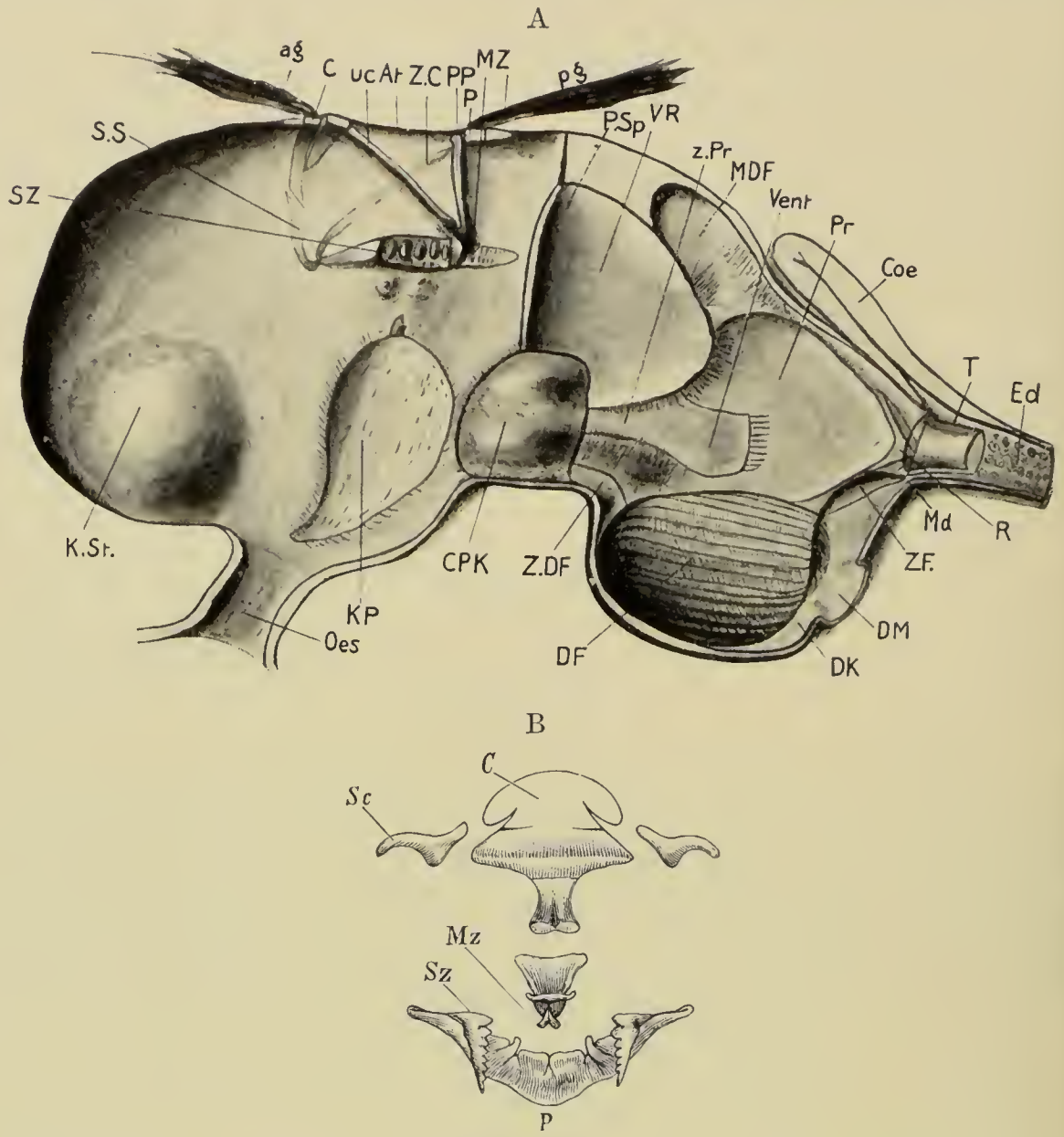


Fig. 173.

A Schematischer Längsschnitt durch den Magen vom Flußkrebs. Teile des Kaumagens: Das Gebiß des Kaumagens (Magenmühle) ist etwa halb geschlossen. Oes Ösophagus, K. St Lage des „Krebsauges“, KP kissenförmige Platte, CPK Cardiopylorikalklappe, SZ Seitenzahn, SS Seitenspange, die das Cardiadach mit dem Stiel des Seitenzahnes verbindet, ag vorderer Magenmuskel, C „Cardikalplatte“ (Cardiadach), UC vorderer Hebel des Mittelzahns, PP hinterer Hebel des Mittelzahns, ZC Verbindung zwischen Pylorusdach und Stiel des Seitenzahns, At Muskel, der Cardia- und Pylorusdach miteinander verbindet, P „Pylorikalstück“ (Pylorusdach), MZ Mittelzahn, pg hinterer Magenmuskel (Original). — B Die dorsalen Stücke der Magenmühle. Bezeichnungen wie in A, nur steht statt SS, Sc (nach Huxley aus Claus).

Cardiawand, je eine große kissenförmige Platte (Fig. 173 A, KP), die stark behaart ist und auf ihrem oberen Rande je einen kleinen spitzen Dorn trägt. Diese Platten dürften die, dem Knetprozeß unterworfene Nahrung in der Mühle zu halten berufen sein, ein Ausweichen nach unten und vielleicht nach vorn verhindernd. Möglicherweise drücken sie auch,

durch die Magenmuskeln entsprechend bewegt, die Nahrung aktiv zwischen die Zähne der Mühle hinein.

Das Zahnsystem der „Magenmühle" (Fig. 173 und 174). Zum Verständnis der Magenmühle vergegenwärtige man sich zunächst, daß die Mühlsteine (Zähne) nichts anderes sind, als Differenzierungen der Magenwandcuticula, durch Kalkeinlagerungen erhärtet. Da nun die ganze Magenwand weich bleiben muß, der Peristaltik wegen, so ist von einer festen Stütze, auf welcher die, die Zähne tragenden Hebel, einen festen Drehpunkt finden könnten, keine Rede. Die Magenmühle löst das Problem, drei Zähne, welche an bestimmten Stellen eines kuppelförmigen häutigen Organs in dessen Haut eingelassen sind, durch den Zug zweier, ja vielleicht nur eines Muskels (in einer Richtung), in zweckentsprechender Weise sich gegeneinander bewegen zu lassen.

Die Magenmühle besteht aus drei Zähnen; wie gesagt, Wandverdickungen; und zwar sind es die verhärteten äußersten Spitzen oder Kanten dreier in das Innere des Magens vorspringender Falten, Einbuchtungen. Die beiden Seitenzähne SZ sind zwei seitlich und hinten gelegene Einbuchtungen der Cardiawand selbst (oberhalb der beschriebenen Dornen der kissenförmigen Platten). Es sind flache, dreieckige Einstülpungen: Die etwa gleichseitigen Dreiecke ragen horizontal in den Raum der Cardia. Uns beschäftigen nur die beiden (freien) Seiten des Dreiecks. Die hintere ist die höckerige Mahlfläche des Zahnes, die vordere aber ist ein starker Stiel, durch welchen der ganze Zahn auf den, ihn bewegenden Spangen festsitzt. Den Mittelzahn MZ trägt die Spitze einer Falte, durch welche Cardia von Pylorus getrennt wird „Cardiopylorikalfalte" (Fig. 174 A, CSmt). Fassen wir nämlich Cardia und Vorderteil des Pylorus als zwei mit Skelettplatten C und P bedachte Räume auf, so senkt sich von den beiden einander zugekehrten Kanten dieser beiden Dächer, je eine Wand UC und PP schräg in die Tiefe; beide Wände gehen in einiger Entfernung von den Dächern unter spitzem Winkel ineinander über. Im Sagittalschnitt sind also beide einander zugekehrten Dachkanten durch ein V (jene „Falte") miteinander verbunden, das etwas schräg steht, die Spitze ein gut Stück dem Pylorus genähert. Diese „Spitze" trägt den Mittelzahn (Bezeichnungen n. Fig. 174B).

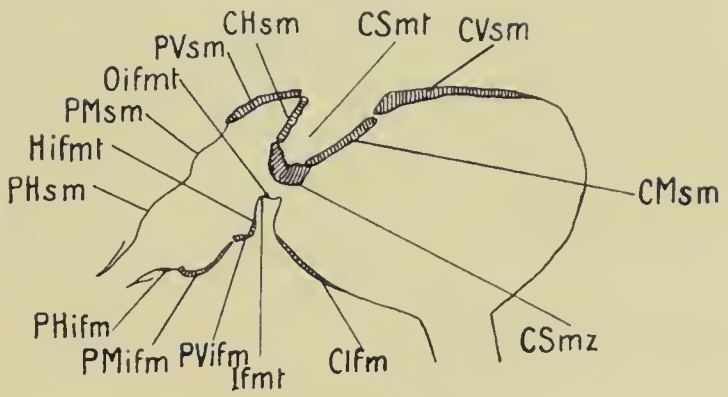


Fig. 174 A.

Schematischer Längsschnitt durch den Magen vom Flußkrebs um die Anordnung des Hebelwerks vom Mittelzahn zu zeigen (oben, schraffiert), CVsm cardikales vorderes Superomedianum (= Cardiadach, C in Fig. B), CMsm cardikales mittleres Superomedianum (= vorderer Hebel des Mittelzahnes, seine Verbindung mit dem Cardiadach, UC in Fig. B), CSmz Mittelzahn, CHsm cardikales hinteres Superomedianum (= hinterer Hebel des Mittelzahnes, seine Verbindung mit dem Pylorusdach, P.P in Fig B), PVsm pylorikales vorderes Superomedianum (= Pylorusdach, P in Fig. B), CSmt die Falte oder Tasche zwischen Cardia und Pylorus. Die übrigen Teile sind für uns bedeutungslos (nach Albert).

Die beiden einander zugekehrten Dachkanten sind die Ränder starker und langer quergestellter Skelettstücke, an welche sich die für

uns wichtigen 2 Paar Längsmuskelbündel ansetzen: Vom Pylorusdach nach hinten (und oben, pg) vom Cardiadach nach vorn (a g), beide Paare an der Leibeswand befestigt (auch Fig. 172). Ihr Zug entfernt beide, einander zugekehrten Dachkanten voneinander, den Winkel an der Spitze der Falte (bei MZ) vergrößernd. Die Bewegung des Cardiadaches ist ausgiebiger[1]), als die des Pylorusdaches. Sie überträgt sich durch die vordere Faltenwand UC, einer mit der Cardiadachkante gelenkig verbundenen länglichen Skelettplatte auf den Mittelzahn, der nach vorn gezogen wird; das ist der wichtigste Teil seiner Kaubewegung. Es soll nämlich dieser Zahn, mit seinen nach unten, vorn gekrümmten Haken das Futter packen und nach vorn drücken, während rechts und links die Mahlflächen der Seitenzähne an den Futtermassen vorbei streichen. Die Seitenzähne müssen daher zunächst in einer, dem Mittelzahn entgegengesetzten Richtung, d. h. von vorn nach hinten bewegt werden. Zu diesem Zwecke steht jederseits der Zahnstiel durch eine (in der Seitenwand der Cardia auf den Pylorus[2]) übergehende) Spange ZC, mit der Querplatte des Pylorusdaches in Verbindung, die Zähne werden also ohne weiteres mit diesem Dache nach hinten gezogen. Es ist nach alledem zunächst verständlich, daß ein (stets) gleichzeitiger Zug der genannten Längsmuskeln von Cardia und Pylorus, den Mittelzahn nach vorn, die beiden Seitenzähne rechts und links an ihm vorbei, nach hinten ziehen muß. Das genügt aber nicht: Der Mittelzahn muß in der Ruhe höher stehen als die Seitenzähne, diese weiter nach außen zu, als der Mittelzahn: Wäre das nicht der Fall, so würde eine Passage der Nahrung nach dem Pylorus ausgeschlossen sein. Da nun aber andererseits Reibung stattfinden soll, so muß Sorge getragen sein, daß beim Zuge der Muskeln die drei Zähne sich aufeinander zubewegen.

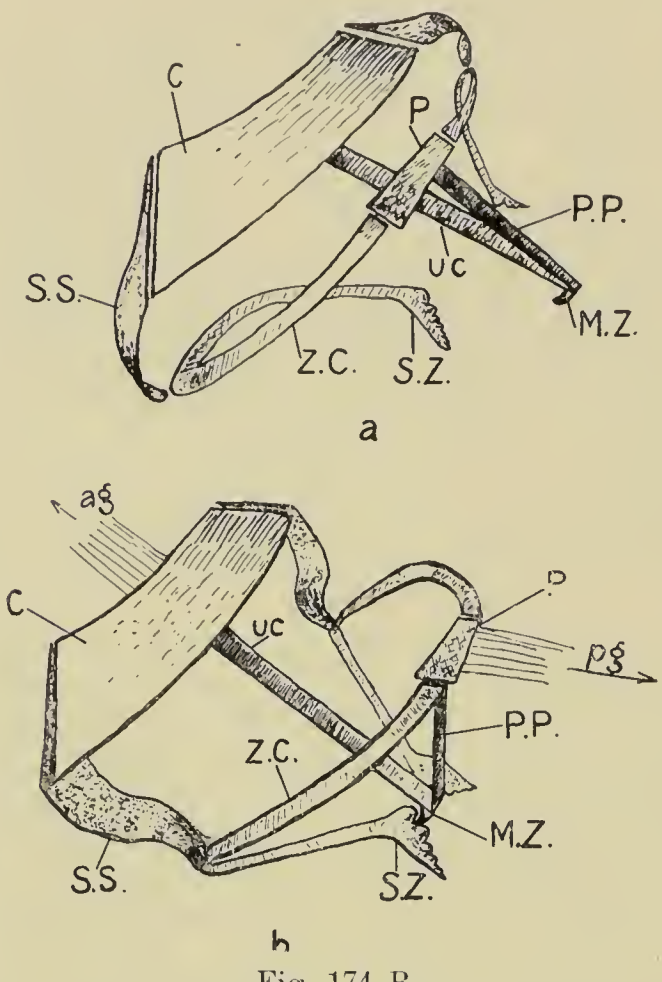


Fig. 174 B.

Schema der bewegten Teile der Magenmühle, a vor dem Zusammenschluß der Zähne, b die Muskeln ag und pg haben sich verkürzt, die Platten C und P voneinander entfernt, und dadurch den Zusammenstoß der Zähne bewirkt (Siehe Text). Bezeichnungen wie in Fig. 173 (Orig.).

[1]) Nach Moequard bewegt nur dieses sich, der Pylorusmuskel diene nur, das Pylorusdach zu fixieren. Das scheint mir zweifelhaft, doch hat die Frage keine große Bedeutung, da an der Relativität der Lage der einzelnen Teile zueinander nichts geändert würde.

[2]) Die Seitenwand geht von Cardia zu Pylorus kontinuierlich über.

Außer den Bewegungen, die wir schon kennen, muß der Mittelzahn sich nach unten, die Seitenzähne nach innen bewegen[1]):

Der Mittelzahn ist nicht nur mit dem Cardiadach, sondern, wie gesagt, auch mit dem Pylorusdach durch eine, an beiden Seiten gelenkig eingefügte Skelettplatte PP, verbunden, die in der Ruhe von der Pylorusdachkante nach unten und hinten hängt[2]). Wird der Mittelzahn nach vorn gezogen, so muß diese Skelettplatte um ihr Gelenk, das sie mit der Pylorusdachkante verbindet, nach vorn schwingen: Sie hängt dann nicht mehr schräg, sondern senkrecht, die Entfernung ihrer unteren Spitze vom Dach ist größer geworden, sie hat den Mittelzahn gesenkt.

Durch eine ganz analoge Mechanik werden, durch den bloßen Zug unserer Längsmuskeln, die Seitenzähne nicht nur nach hinten, sondern auch nach innen gestoßen. Das besorgt nun (im Gegensatz zum Mittelzahn) das Cardiadach. Rechts und links am Seitenrande dieser großen Querspange sind schmale Platten (SS) eingelenkt, die der Cardiawand folgend, nach außen und unten laufen und mit ihren Enden je mit dem Ende des Seitenzahnstiels gleicher Seite gelenkig verbunden sind. Die Achse des Gelenks Cardiadach-Seitenplatte ist schräg gestellt, läuft also nicht parallel mit der Längsachse des Tieres, sondern von hinten außen nach vorn innen und erlaubt der Seitenplatte nur eine Bewegung von oben außen nach unten innen und umgekehrt. Ziehen nun unsere beiden Längsmuskeln an, so zieht der Pylorusmuskel die Seitenzähne, wie wir das wissen, nach hinten. Ohne weiteres geht das aber nicht: Das nach vorn gehende Cardiadach ist mit den Seitenzähnen durch die Seitenplatten verbunden: diese geben in ihren Gelenken nach, da sie ja nach hinten schlagen können; sie können aber nur nach hinten schlagen, wenn ihnen zugleich nach innen (und unten) zu schlagen erlaubt ist. Indem sie oben dem Zug des Cardiadaches, unten dem Zuge der Zahnstiele nachgeben, drücken sie diese Zahnstiele zugleich schräg nach innen und hinten. Gleichzeitig geht der Mittelzahn nach vorn und unten: **Die beiden Seitenzähne stossen mit dem Mittelzahne zusammen** (Fig. 174 B. b). Zu all diesen komplizierten Bewegungen einiger Spangen auf loser Magenhaut genügt der Zug zweier Muskeln in entgegengesetzter Richtung[3]). Antagonist dieser Muskeln ist ein solcher, der die beiden einander zugekehrten Dachkanten (Cardiarand und Pylorusrand) miteinander verbindet (At), unsere V-förmige „Cardiopylorikalfalte" oben überbrückend[4]).

Am ausgeschnittenen eröffneten Magen kann man diesen Vorgang mit leichter Mühe demonstrieren, indem man beide „Dächer" mit je einer Pinzette packt, und in entgegengesetzter Richtung zieht. Auch ein Modell ist leicht herzustellen.

Die Stellung der Seitenzähne und ihre Bewegung bringt es mit sich, daß während des Zusammenstoßes der drei Zähne, zuerst die ganze höckerige Schneide der Seitenzähne über den Mittelzahn schleift, bis der

[1]) Bei der Beschreibung der, die Bewegungen übertragenden Spangen, beschränken wir uns auf das Allerwichtigste!

[2]) Die uns bekannte hintere Wand der Falte, welche Cardia mit Pylorus verbindet, der hintere, obere Ast des V, dessen Spitze der Mittelzahn ist.

[3]) Hat Moequard recht, so genügt sogar der Zug des Cardiadaehlängsmuskels allein, wenn der des Pylorusdaches nur stillhält, und sorgt, daß dieses Dach sich nicht nach vorn verschiebt. Dann gehen die Seitenzähne absolut nur nach innen, der Mittelzahn kommt nach vorn auf sie zu, was im Prinzip das gleiche ist, wie das oben Gesagte.

[4]) Nach Huxley wirkt den Längsmuskeln die Elastizität der Gelenke entgegen.

letzte dickste Höcker (vorn) des Seitenzahnes völlig am Mittelzahn anstößt und der Bewegung ein Ende macht. So kombiniert sich bei dem Apparat Reibung und Quetschung der Nahrung.

Man muß sich nun in der Tat die Wirkung des Reibens und Quetschens nicht eigentlich als ein Zerkleinern der Nahrung (etwa von Fleisch) vorstellen, dazu scheint mir der Apparat zu schwach, die Spangen zu zart zu sein. Eine Kombination dieser immerhin beträchtlichen mechanischen Wirkung mit der chemischen des Ferments muß eine schnelle Lösung der Nahrung zur Folge haben![1])

2. Die chemischen Vorgänge der Magenverdauung. Wenden wir uns nunmehr den chemischen (fermentativen) Vorgängen bei dieser Lösung der Nahrung im Kaumagen zu. Wir geben eine zusammenhängende Beschreibung dieser Vorgänge bei den Decapoden (hauptsächlich beim Flußkrebs), um das Wenige, über niedere Formen Bekannte jeweils anzuschließen [2]).

a) Allgemeines über den Saft. Im Kaumagen der Decapoden befindet sich stets ein Saft, dem die chemische Aufgabe der Nahrungslösung zufällt. Man kann den Saft ohne weiteres gewinnen, durch Einführung eines dünnen Glasrohres in den Magen, indem man es vorsichtig durch Mund und Ösophagus hindurch schiebt. Der Saft steigt sofort in das Rohr.

Der Saft, den wir „Magensaft" nennen wollen, uns bewußt bleibend, daß er nicht im Magen entsteht, sondern, aus der Mitteldarmdrüse stammt und sich durch den Pylorus hindurch in die Cardia ergießt, hat folgende allgemeine Eigenschaften: Er ist eine nicht viskose, sehr eiweißreiche, gelb bis braune Flüssigkeit, die sich beim Ansäuern (Essig- oder Salzsäure u. a. m.) unter Abscheidung eines feinflockigen Niederschlages trübt. Der Niederschlag, abfiltriert und gewaschen, gibt alle Reaktionen eines Globulins.

Die Reaktion des Magensaftes ist schwach sauer auf Lackmus [3]). Um eine freie Säure handelt es sich hierbei jedoch nicht: Kongorot und Günzburgs Reagens erwiesen sich dem Safte gegenüber als indifferent, Tinct. coccinellae aber wird vom Safte blaurot, rotes Lackmoidpapier

[1]) Literatur zur Anatomie des Kaumagens, neben Bronn: Huxley, Der Krebs (Intern. wiss. Bibl. Bd. 48), Leipzig, Brockhaus, 1881; Mocquard, F., Ann. Sc. nat. Zool. (6), T. 16, 1883, 311 pp; Albert, Fr., Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 39, 1883, S. 444 (Nauck, ibid. Bd. 34); Williams, L., 37. Ann. Rep. Comm. indand. Fish. Rhode Island, 1907, p. 153. Obige Darstellung vornehmlich nach eigenen Untersuchungen am Flußkrebs. Alles rein Anatomische (auch die Namen der einzelnen Teile) habe ich, als das Verständnis erschwerend, und die notwendigerweise lange Darstellung noch verlängernd, beiseite gelassen. Man findet das in obigen Arbeiten, zumal bei Huxley und Albert.

[2]) Allgemeinere Literatur zum „Magensafte" der Decapoden: Schlemm, Th. Fr. W., De hepate ac bile Crustaceorum et Molluscorum quorundam. Dissert. Berolini, 1844; Lindner, Nonnulla de hepate et bile evertebratorum. Dissert. Berolini, 1844; Hoppe-Seyler, F., Arch. ges. Physiol. Bd. 14, 1877, S. 395; Stamati, Grégoire, C. R. Soc. Biol., Paris, T. 40, 1888, p. 16, Arch. Soc. stiint. si. Lit. diu Jaši, T. 3, 1888; Jordan, H., Arch. ges. Physiol. Bd. 101, 1904, S. 263.

[3]) Stamatis Meinung, der Saft sei stets alkalisch, höchstens neutral, ist wie ich mich in häufigen Versuchen (l. c., Vorlesung und Kurs) überzeugte, nicht zutreffend. Ausgesprochen ist die saure Reaktion sehr häufig allerdings nicht. Stamati hatte sich den Magensaft durch eine Magenfistel verschafft, wodurch vielleicht die Abnormität erklärt ist.

blau gefärbt, ein Beweis, daß der Magensaft vom Flußkrebs — auf jene Farbstoffe alkalisch reagierend — ein freies Alkali enthält; seine saure Reaktion auf Lackmus dürfte auf ein nebenher vorhandenes saures Salz deuten (vielleicht Mononatriumphosphat)[1].

Der Saft des Hummers unterscheidet sich von dem Beschriebenen durch nichts Wesentliches (braungelb, eiweißreich, durch Säure fällbar, saure Reaktion auf Lackmus).

b) Die Eiweißverdauung. Der Magensaft der Decapoden und, soweit untersucht, der Malacostraken überhaupt, enthält eine Protease, die sich nicht von den uns sattsam bekannten, Eiweiß verdauenden Fermenten anderer Wirbelloser unterscheidet. Hoppe-Seyler sagt S. 397: „Fibrinflocken werden in kurzer Zeit in der Flüssigkeit bei gewöhnlicher Temperatur, ohne Quellung bis auf geringen bleibenden Rückstand gelöst, bei 40° geschieht dies in wenigen Minuten. Durch Alkohol oder Kochen koaguliertes Fibrin oder Serumalbumin wird langsamer, aber schließlich in gleicher Weise gelöst, am längsten widersteht koaguliertes Eieralbumin; stets ist die Wirkung bei 40° bedeutend schneller als bei 15°; aber auch bei der letzteren Temperatur wird 1 g feuchtes Fibrin von dem Mageninhalt eines Krebses in 24 Stunden bis auf den geringen bleibenden Rückstand gelöst." Salzsäure in geringen Spuren verlangsamt die Verdauung sofort. Ein Tropfen Salzsäure von 2% sistiert sie. Jede Fällung reißt alles Ferment mit sich zu Boden, denn das Filtrat ist stets wirkungslos. Löst man den Niederschlag in Salzsäure von 0,1% wieder auf, so zeigt sich auch diese Lösung unwirksam (Hoppe-Seyler); nicht so, wenn man ihn mit reinem Wasser oder verdünntem Alkali auflöst: Dann wird man stets volle Wirksamkeit nachweisen können. Auch Extrakte aus der Mitteldarmdrüse sind wirksam; nicht aber, wenn man sie mit angesäuertem Wasser herstellt[2].

Produkte der Eiweißverdauung. Untersuchungen eines Verdauungsgemisches (mehr als 1 ccm Krebssaft, so viel man aus einem Magen gewinnen kann, wird, mit etwa 50 ccm Chloroformwasser verdünnt, zur Verdauung einer gewissen Menge Fibrin bei 30—40° C angesetzt. Nach 12[3]) Stunden ist alles gelöst) ergibt folgendes: Die klare, schwachgelb gefärbte Verdauungsflüssigkeit, gibt bei Zusatz verdünnter Essigsäure, einen ziemlich reichlichen feinflockigen Niederschlag eines globulinartigen Eiweißkörpers. Das Filtrat trübt sich beim Kochen neuerdings, worauf abermals filtriert wird. Die klare Flüssigkeit gibt deutliche Biuretreaktion mit roter Färbung (Albumosen). Auch nach dem Aussalzen unseres zweiten Filtrats mit Ammoniumsulfat, fällt die Biuretprobe positiv aus (Peptone). Nach dreitägigem Digerieren einer anderen Probe bei 30°, trat auf Zusatz von Essigsäure keine merkliche Trübung mehr ein und auch beim Kochen war die Eiweißfällung sehr viel geringer, als nach kurzer Verdauungszeit. Eine Probe des klaren Filtrats gab eine sehr deutliche Tryptophanreaktion. Beim Eindampfen

[1]) Siehe hierzu auch Frenzel, Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 5, 1884, S. 86.

[2]) Krukenberg, Heidelb. Unters. (Bd. 1, S. 331), Bd. 2, S. 1 und S. 261, 1878, behauptet den sauren Extrakt der Drüse wirksam gefunden zu haben, und meint, es gäbe neben einem tryptischen, ein peptisches Ferment. Ich habe mich oft davon überzeugt, daß saure Extrakte nicht wirksamer sind, als die gleiche Säure, ohne daß man damit vorerst eine Drüse extrahiert hätte. Auch der Hummer hat, entgegen Krukenbergs Behauptung, kein Pepsin.

[3]) Je nach Herkunft und Zustand der Krebse kann die Intensität der Wirkung des Saftes große Verschiedenheiten aufweisen.

der neutralisierten, eiweißfreien Flüssigkeit scheiden sich aus dem braunen Sirup massenhaft Leucinkugeln und Tyrosindrusen aus [1]). Beide Aminosäuren wurden dann noch durch ihre Löslichkeit getrennt (nur Leucin löst sich in kochendem Alkohol) und durch verschiedene Proben identifiziert (Scherers Probe, Millons Reaktion, Reaktion von Piria vgl. Hoppe-Seyler-Thierfelders Handbuch) [2]).

„Bei einem ebensolchen Verdauungsversuch mit Hummersaft entstanden beim langsamen Verdampfen des heiß bereiteten alkoholischen Auszuges neben Leucin und Tyrosin auch noch große wasserhelle Krystalle in großer Zahl. Ich vermochte jedoch ihre Natur nicht näher festzustellen" (Jordan [3]), l. c. S. 285).

Andere Decapoden und niedere Malacostraken. Sellier [4]) findet ganz analoges Verhalten beim Magensaft von Cancer pagurus und Maja squinado: Empfindlichkeit gegen Säure, Tryptophanreaktion im Verdauungsprodukt; auch konnte er zeigen, daß der Saft, Gelatine zugesetzt, diese ihrer Fähigkeit zu gelatinieren beraubt.

Von Isopoden erfahren wir durch Murlin [5]), daß im Darm durch Fermentwirkung sich Albumosen bilden, die absorbiert, erst in den Zellen weiterer Spaltung unterworfen werden sollen (siehe Absorption).

Daß Max Weber [6]) glaubt, ein „peptisches" Ferment bei Porcellio gefunden zu haben, sei nebenbei erwähnt. Es soll Eiweiß verdauen nach Zusatz von 0,2% HCl, nicht aber von 0,1% HCl. Jedenfalls verdaut nach Kobert [7]) der Extrakt ganzer Asseln ohne jeden Zusatz.

Entomostraken. Von Entomostraken sind wir eigentlich nur über die Cirripedien etwas orientiert. Ich erinnere daran, daß die Verdauung hier in einem „Magen" stattfindet, der nichts anderes ist, als eine Erweiterung des Mitteldarmes, von der die drüsenförmigen Teile dieses Mitteldarmes auch ausgehen. Der Saft, den Gruvel [8]) (S. 554) im „Magen" von Pollicipes cornucopia findet, soll stark sauer reagieren und eine organische Säure unbekannter Natur, ferner freie Mineralsäure enthalten, welch letztere nach Gruvels Untersuchungen Salzsäure wäre. Über die Methode dieser Untersuchungen erfahren wir nichts!

Labferment. Sellier (l. c.) fand bei Cancer pagurus und Maja squinado ein Labferment. Ich habe mich oft davon überzeugt, daß der Magensaft vom Flußkrebs Milch verdaut, ohne sie zur Gerinnung zu bringen, von einem Falle abgesehen, in welchem die Milch jedoch nicht frisch war [9]).

c) Fettverdauung. Die Hydrolyse von Fett wurde erstmalig gleichfalls durch Hoppe-Seyler nachgewiesen (l. c. S. 397). Er gewann aus

[1]) Krukenberg hatte behauptet, diese Aminosäuren würden durch die tryptischen Proteasen aller Arthropoden überhaupt nicht gebildet. Ich konnte meinen oben mitgeteilten Befund (auch für Insekten) sehr oft z. B. in Kursen bestätigen.

[2]) Verdauungsprodukte beim Flußkrebs siehe auch Saint-Hilaire, Bull. Acad. Belgique, Ann. 62, 1892, p. 513. Neben Albumosen und Peptonen soll Alkalialbuminat vorkommen (?).

[3]) Dieser Teil meiner Arbeit wurde unter Biedermanns Leitung ausgeführt.

[4]) Sellier, J., C. R. Soc. Biol. Paris. T. 63, (Ann. 59, 2), 1907, p. 703. C. R. Ass. franç. Avanc. Sc. Sess. 35, 1906, p. 122 et p. 526.

[5]) Murlin, Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 54, 1902/03, p. 284.

[6]) Weber, Max, Arch. mikr. Anat., Bd. 17, 1880, S. 388.

[7]) Kobert, R., Arch. ges. Physiol. Bd. 99, 1903, S. 116.

[8]) Gruvel, A., Arch. Zool. expér. (3), T. 1, 1893, p. 401.

[9]) Abelous und Billard (C. R. Soc. Biol. Paris 1898) finden, daß der Krebssaft die Blutgerinnung (Krebs, Wirbeltiere, intravenös und in vitro) verhindere, eine Wirkung, die von der Proteolyse unabhängig sein soll.

neutralem Olivenöl als Spaltprodukte durch Krebssaft (Astacus): Oleïn-, Palmitin- und Stearinsäure (als Bleisalze nachgewiesen). Fettverdauung wurde beim Flußkrebs auch von Stamati und mir (Milchverdauung etc.) nachgewiesen.

Bei Isopoden wird die Emulgierung und Spaltung des Fettes — freilich nur auf mikroskopischem Wege — wahrscheinlich gemacht (Murlin).

d) Die Verdauung von Kohlehydraten. Amylase, von Hoppe-Seyler (S. 397) entdeckt, von Stamati im Fistelsaft gefunden und als sehr wirksam erkannt, gab sich auch bei meinen Untersuchungen leicht zu erkennen. In verdünnter Stärkelösung, der wenige Tropfen frischen Krebssaftes zugesetzt worden waren, konnte ich schon in ½—1 Minute Erythrodextrin, dann reduzierenden Zucker nachweisen (Kontrolle, daß der Saft selbst zuckerfrei war).

Füttert Murlin seine Isopoden mit Kartoffelstärke, so fand er im Darm 24 Stunden später Dextrose (nach Moore).

Cytase. Ein celluloselösendes Ferment konnten Biedermann und Moritz[1]) beim Flußkrebs (wie bei Helix) nachweisen.

Es löst, wie die Cytase von Helix, nur gewisse Cellulosearten (z. B. Reservecellulose der Endospermien). Umgekehrt wie Helixsaft, verschont der Krebssaft die Mittellamelle der Zellmembran und greift die verdickenden Schichten an, analog den Vorgängen der Celluloselösung bei der Samenkeimung[2]) (S. 256).

Inulinase. Nach Kobert (l. c. S. 144) verdaut der Extrakt lebender Asseln Inulin innerhalb 24 Stunden in der Wärme (Zuckernachweis).

Raffinase findet sich nach Giaja und Gompel bei Astacus leptodactylus. Sie fehlt den Seekrebsen (Giaja)[3]).

Weiterhin verdaut Astacus leptodactylus: Lactose, Maltose, Rohrzucker[4]).

Ferner zeigt es sich, daß eine ganze Reihe von Glykosiden verdaut werden können (Amygdalin, Salicin, Helicin, Coniferin, Arbutin, Populin und Phloridzin. Unwirksam ist der Saft gegen Quercitrin, Convolvulin, Solanin, Kaliumnyronat.) Es bilden sich reduzierende Substanzen.

Auch Kobert hatte im Asselextrakt ein Ferment gefunden, das manche Glykoside (Amygdalin, Salicin, Phloridzin etc.) zerlegt, bis sich Reduktion Fehlingscher Lösung ergibt, während andere Glykoside (Arbutin etc.) dem Extrakte widerstehen (S. 153). Auch bei marinen Crustaceen fanden Giaja und Gompel glykosidlösende Fermente.

Kobert wies nach, daß bei Maja squinado auch im zellfreien Blutserum Fermente sich finden, die Stärke, Glykogen und Glykoside spalten.

---

[1]) Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 73, 1898, S. 219.

[2]) Samenkeimung siehe Reiß, Rud., Landw. Jahrb., Bd. 18, 1889, S. 711.

[3]) Giaja, J. und M. Gompel, C. R. Soc. Biol. Paris, T. 62, (52, Nr. 1), 1907, p. 1197; Giaja, ibid. T. 63 (52, Nr. 2), p. 508. Siehe auch Bierry, H., Ferments digestifs des hexotrioses et du stachyose. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 152, 1911, p. 904; auch beim Flußkrebs.

[4]) Siehe auch Stamati, Bull. Soc. Zool., T. 13, 1888. C. R. Soc. Biol. 1888.

E. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

1. Entomostraken. a) Wo wird sezerniert? Der Mitteldarm, der sich bei den Entomostraken an den chitinisierten Vorderdarm anschließt, sei er zu einem „Magen" erweitert oder nicht, ist im Allgemeinen mit sezernierendem Epithel besetzt, das sich — falls sich drüsenförmige Ausstülpungen der Mitteldarm- (Magen-) Wand finden — auf diese fortsetzt. Nicht immer freilich sollen sich in allen Mitteldarmdrüsen der Entomostraken Drüsenzellen nachweisen lassen. —

Nach Guieysse[1]) beschränken sich die Drüsenzellen bei Copepoden auf den vorderen Teil des Magens, wenigstens finden sich nur hier Zellen mit Vakuolen. Er glaubt denn auch diesen vorderen Abschnitt des Magens mit der „Leber"[2]) höherer Crustaceen homologisieren zu können. Man wolle aus dieser Homologisierung aber nicht schließen, daß da, wo bei Entomostraken „Leber"cöka vorhanden sind, diese etwa das Sekretionsmonopol innehätten. Für eine Reihe von Formen wissen wir mit einiger Bestimmtheit, daß neben den Blindsäcken auch der Magen (Cirripedien) oder der eigentliche Darm sezerniert (Phyllopoden = Limnadia lenticularis nach Nowikoff, Copepoden = Calanus, Pseudocalanus, Centropages etc. nach Dakin). Zu bemerken ist nur, daß der Darmteil, der bei den Cirripedien Magen mit Enddarm verbindet, nach Gruvel keine sekretiven Elemente besitzt und daß bei den Copepoden Dakins, die Zellen, die sich deutlich als sekretive Elemente zu erkennen geben, sich auf das erste Drittel des langen Mitteldarms beschränken. Ich fand keine Angabe über sekretive Funktion der kleinen Cöka der genannten Copepoden[3]) und Daphniden, Cöka, die am Übergang von Vorder- zu Mitteldarm aus letzterem entspringen und sich in den Kopf hinein erstrecken (sog. „Leberhörnchen" der Daphniden).

Mannigfaltigkeit drüsenförmiger Anhänge. Sind wir so von vornherein nicht hinreichend unterrichtet, um die kleinen Kopfcöka der Cladoceren und Copepoden mit der Mitteldarmdrüse der Cirripedien zu homologisieren, so erhalten wir gerade bei diesen letztgenannten Formen noch mehr Mannigfaltigkeit durch das Vorhandensein von zweierlei Drüsensystemen[4]). Nußbaum und Gruvel unterscheiden bei diesen Arten „Leber" und „Pankreas". Das „Pankreas" liegt zu beiden Seiten des Magens (teils auch darüber) und ist ein System feiner, untereinander verflochtener Blindschläuche, die untereinander (mit Anastomosen) und mit dem Magen kommunizieren. Sie sollen lediglich sekretive Funktion haben. Als „Leber" werden Blindsäcke des Magens beschrieben, welche mit weiter Mündung (1 mm) sich an diesen ansetzen und sekundäre Ausbuchtungen zeigen (sinusités), in welche die Nahrung, im Gegensatz zu den primären Säcken angeblich nie eindringt. Im ganzen zeigt die „Leber" eher den Charakter reiner Magenausstülpungen.

Es sei noch erwähnt, daß bei Lepas anatifera das vordere Drittel der Magenerweiterung noch vom kutikularisierten Vorderdarm gebildet wird.

[1]) Guieysse, A. (C. R. Ass. Anat. Réun. 8, 1906, p. 33 u. Zool. Jahresber.) Arch. Anat. microsc. Paris, T. 9, 1907, p. 343.

[2]) Umgekehrt beschreiben Hardy und Mc. Dougall Drüsenzellen bei Daphnia im mittleren Abschnitte des Mitteldarms (Proc. Cambridge philos. Soc., Vol. 8, 1893, p. 43 u. Biedermann).

[3]) Nur Guieysse spricht von Vakuolenzellen in der „Leber" von Calanus. Arch. Anat. microsc. Paris, T. 9, 1907, p. 343.

[4]) Nußbaum, M., Anatomische Studien an kalifornischen Cirripedien. Bonn 1890; Gruvel, A., Arch. Zool. expér. (3), T. 1, 1893, p. 401.

b) Der Sekretionsvorgang bei den Entomostraken. Phyllopoden. Bei Artemia salina (einem an das Leben in Salzwasser beträchtlicherer Konzentration angepaßten Verwandten der Gattung Branchipus) beobachtet Frenzel[1]) das Entstehen und Größerwerden von Sekretblasen, welche schließlich die Zelle vortreiben. Die vergrößerte Zelle schiebt sich vor, ragt in das Innere des Darmlumens, platzt und entleert ihren Inhalt. Nowikoff[2]) beschreibt bei Limnadia lenticularis im Darm (und in der „Leber") zweierlei Zellen: zwischen den „gewöhnlichen Epithelzellen" stehen schmälere, dunkel gefärbte Zellen. An ihrem, dem Darm zugekehrten freien Ende hängen oft durchsichtige aus den Zellen ausgepreßte Bläschen" (Tropfen). Nowikoff ist nicht sicher, ob er es hier mit Sekretion oder einem „Kunstprodukt" (durch die histologische Konservierung) zu tun hat.

Bei den Cladoceren hören wir durch Hardy und Mc Dougall von Körnchen, die sich reichlich, insbesondere bei Hungertieren, innerhalb der Zellen, die den mittleren Abschnitt des Mitteldarms auskleiden, finden. Sie werden ins Darmlumen entleert und lösen sich daselbst. Bei Copepoden wissen wir nur von Vakuolen innerhalb bestimmter Zellen zu berichten, die wir daraufhin als Sekretzellen betrachten (Guieysse[3]), Dakin[4]).) Sie ragen verschieden weit in das Darminnere und haben nur an der Basis und seitlich Plasma. Sie enthalten entweder eine einzige große oder mehrere Vakuolen, die ihrerseits Granulationen einschließen, welche sich mit Eosin stark färben. Die hinteren zwei Drittel des Mitteldarms lassen diese Zellen vermissen und weisen einen Zelltyp auf, den Guieysse „Cellules striées" nennt; sie fehlen auch im vorderen drüsigen Drittel des Darmes nicht.

Cirripedien. Innerhalb des Magens der Cirripedien findet die Sekretion nach Gruvel[5]) durch Abschnürung der, mit körnigen Massen gefüllten Zellenden statt, die sich dann im Mageninhalt finden.

Es ist bemerkenswert, daß bei den Entomostraken, falls obige Angaben durchweg den Tatsachen entsprechen, alle nur erdenklichen Arten der Sekretentleerung vertreten sind.

2. Die Malacostraken. a) Wo wird sezerniert? Die Mitteldarmbildungen sind auch bei den Malacostraken mannigfach gestaltet. Bei den niederen Arten spielt der röhrenförmige Mitteldarm selbst noch eine beträchtliche physiologische Rolle; als Mitteldarmdrüse finden wir dann lediglich einige ventrale Cöka, während der Mitteldarm sich ansehnliche Länge wahrt. Bei den Decapoden ist von einem röhrenförmigen Mitteldarm kaum mehr die Rede; fast das ganze Entoderm wird zur Bildung der komplizierten Mitteldarmdrüse verwendet. Im Mitteldarmrest dürften sekretive Vorgänge kaum stattfinden, er scheint nur mehr als (akzessorisches) Resorptionsorgan in Frage zu kommen; beim Flußkrebs hat er nur wenige Millimeter Länge. Hauptsekretionsorgan der Decapoden ist die Mitteldarmdrüse. Außer diesem stets ventral gelegenen System blinder Schläuche, finden sich noch kleine dorsale Cöka, die sich, wie bei manchen (erwähnten) Entomostraken, da ansetzen, wo der Vorderdarm (Pylorus) in den Mitteldarm übergeht. So besitzt z. B. Gammarus und

[1]) Frenzel, J., Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 5, 1892, S. 429.
[2]) Nowikoff, Michael, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 78, 1905, S. 561.
[3]) Guieysse, Arch. Anat. microsc. Paris, T. 9, 1907, p. 343.
[4]) Dakin, Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrograph. Bd. 1, 1908, p. 774.
[5]) Gruvel, Arch. Zool. expér. (3), T. 1, 1893, p. 401.

Astacus (Fig. 189, Coe) einen einfachen, Caprella einen paarigen Blinddarm (siehe z. B. Fig. 178, 179. Coe bei Nebalia). Derartige Cöka sind auch hier, bei den Malacostraken meist nach vorn gerichtet. „Rektalcöka" entspringen zuweilen am Übergang vom Mittel- zu Enddarm (s. S. 426 Fußn. 1).

b) Sekretion in der Mitteldarmdrüse des Flußkrebses (Fig. 176, S_1 S_2).

Wir wollen, um ein nach Möglichkeit abgerundetes Bild zu erhalten, zuerst die Sekretionsvorgänge in der Mitteldarmdrüse des Flußkrebses kennen lernen, woselbst sie am besten untersucht worden sind [1]). Wir finden im Mitteldarmrest nebst dorsalem Cökum, ferner in den großen Ausführungsgängen der Mitteldarmdrüse und den blinden Enden ihrer Einzelschläuche einen Zelltypus, den wir als Mitteldarm- oder Anfangszellen bezeichnen wollen. Es sind das also Zellen, die sich einen ursprünglichen Habitus bewahrt haben: die blinden Enden der Drüsenschläuche kann man recht eigentlich als Vegetationspunkte im Sinne der Pflanzenanatomie betrachten, als Stellen, in denen embryonale Zellen durch Teilung dauernd den Verlust an aktiven Zellen ersetzen. Diese aktiven Zellen bilden nun das Epithel der eigentlichen Drüsenschläuche, abgesehen von deren Enden. Diese Bildung aktiver Zellen aus Anfangszellen kann in zweierlei Richtungen erfolgen: Entweder es entstehen die später zu beschreibenden Absorptions- (Alveolen-) Zellen oder die Sekretionszellen. Bei der Entwicklung der Sekretionszellen lassen sich zwei Stadien beobachten: zunächst erscheinen sie als Fibrillenzellen, aus denen dann die reifen Fermentzellen, die Blasenzellen hervorgehen. Bei dieser Entwicklung finden folgende Vorgänge statt:

Das Plasma (der Anfangszellen) beginnt, sich in seinem färberischen Verhalten zu ändern: es läßt sich nunmehr leicht derart mit Kernfarbstoffen tingieren, daß der Zellkörper fast ebenso dunkel erscheint, als der Kern. Der Kern aber nimmt an Größe zu. Im Plasma finden sich zahlreiche kleine Vakuolen in parallelen Längsreihen, zwischen ihnen, sie voneinander abgrenzend, verlaufen longitudinale Fibrillen („Fibrillenzellen"), welche die Autoren Sekretionsfibrillen nennen, in ihnen ein Organ spezifischer Tätigkeit bei der Sekretbildung sehend. Zwischen den Fibrillen werden in den genannten Alveolen kleinere und größere Kügelchen [2]), in immer größerer Anzahl sichtbar. Es sind sicherlich die Sekretionsprodukte, die sich weiter und weiter auf Kosten der stark färbbaren Substanz vermehren. Die Kügelchen treten „zu rundlichen Gruppen zusammen, um welche sich im Zellkörper je eine helle Blase bildet. Die kleinen Blasen vereinigen sich und es entsteht eine große Blase, welche bereits eine wohl unterscheidbare Membran erhalten hat, gewissermaßen eine intrazelluläre Cuticula („Blasenzellen"). Die große Blase drängt den Kern, welcher bereits etwas kleiner geworden ist, als in der Fibrillenzelle, immer mehr an die Basis der Zelle, buchtet ihn ein und gestaltet ihn kappenförmig [3]). Zu dieser Zeit ist keine Spur mehr von der stark

[1]) Histologisches nach v. Apáthy, St. und Béla Farkas, Naturwiss. Museumshefte, Klausenburg, Bd. 1, 1908, S. 117. Die allgemeine Anatomie der Drüse wollen wir im Abschnitt über Absorption kennen lernen, für das Verständnis der Sekretion spielt sie keine Rolle; es genügt das bereits Gesagte.

[2]) Das Verhalten dieser Kügelchen Reagenzien gegenüber untersucht Frenzel (siehe unten). Sie sind indifferent gegen Osmiumsäure und lösen sich in vielen verdünnten (nicht aber in konzentrierten) Säuren, sowie in Alkalien etc. zu einer braunen Flüssigkeit auf.

[3]) Die Zelle S_2 in Fig. 176 ist also nicht völlig reif.

färbbaren Substanz vorhanden, hingegen sind längs der Zelle, durch die Blase an die Seite gedrückt, die kaum färbbaren, glatten, stark lichtbrechenden Fibrillen noch immer gut zu sehen."

Neben dem, in den großen Blasen abgesehiedenen Sekret, findet sich noch ein weiteres: Dem Kern liegt in den Anfangszellen, noch vor Auftreten der stark färbbaren Substanz, vergleichbar einem Centrosoma, ein Kügelchen an, das sich wiederholt teilt und das möglicherweise ein besonderes Sekret darstellt. Sein weiteres Sehicksal ist unbekannt. Ferner treten aueh in den Blasenzellen, zwisehen Blase und Zellsaum Granula auf, aus denen lichtbrechende Tropfen hervorgehen, die sich mit dem Blaseninhalte mischen. Endlich ist noch eine Granulaart jüngerer Zellen zu erwähnen, Granula, welche die Blasencuticula bilden sollen.

Blasenzellen finden sich bei allen Malacostraken lediglich in der Mitteldarmdrüse, an deren genannten Teilen.

Die reifen Drüsenzellen und ihre Entleerung[1]). Die Fermentzellen besitzen (gleich den Absorptionszellen) Cuticula und Stäbchen-

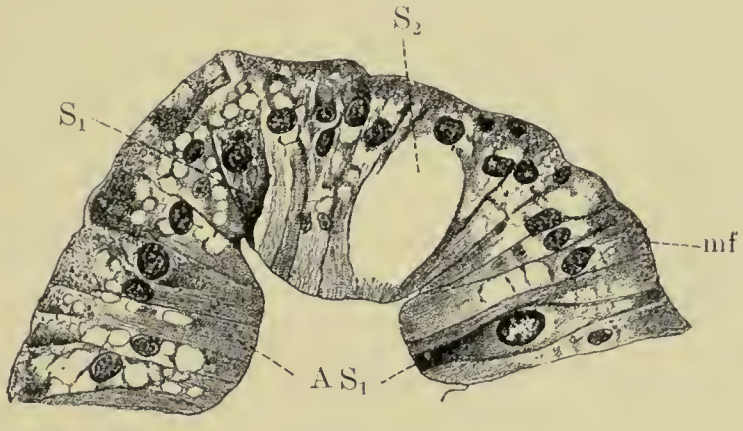


Fig. 176.

Flußkrebs. Schnitt durch einen Blindschlauch der Mitteldarmdrüse. S_1 jüngere, S_2 reife Sekretzelle („Blasenzelle"), A Absorptionszelle, mf Muskelfaser (nach K. C. Schneider).

saum (siehe Absorption). Das Sekret in der Blase ist in gleicher Weise wie der Magensaft gefärbt, d. h. hell- oder dunkelbraun. Die Entleerung erfolgt durch Platzen der Blasen oder durch Abstoßung der reifen Drüsenzellen, welch letztere dann auch im Magen und Darm gefunden werden können (Frenzel, v. Apáthy und Farkas). Insbesondere beim Hungertiere lassen sich im Darm, ja im Kote (wo sie normalerweise fehlen) die Sekretzellen, noch mehr oder weniger intakt, wenn auch kollabiert, ihres Sekrets beraubt, nachweisen.

Experimenteller Beweis, daß die beschriebenen Elemente sezernieren.

---

[1]) Bezüglich der Geschichte dieser Frage verweise ich auf meine Arbeit Arch. ges. Physiol., Bd. 101, 1904, S. 263, Literatur hierzu: Meckel, Müllers Arch. 1846; Lereboullet, Mémoire sur la structure intime du foie, Paris 1853; Frey und Leuckart, Lehrbuch der Anatomie wirbelloser Tiere 1847; Weber, Max, Arch. mikr. Anat. Bd. 17, 1880, S. 385; Frenzel, J., Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, S. 137, Bd. 41, 1894, S. 389, Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 5, 1884, S. 50. Obiges vornehmlich nach Frenzel, und v. Apáthy und Farkas. Siehe auch Guieysse, Arch. Anat. microse Paris, T. 9, 1907, p. 343.

Injiziert man Farbstoffe oder Eisenlösungen in die Leibeshöhle vom Flußkrebs, so werden diese Substanzen von der Mitteldarmdrüse, mit den, zur Bereitung des Verdauungssaftes notwendigen Elementen, dem Blute entnommen; sie lassen sich später im Kaumagen leicht nachweisen [1]).

Macht man nach Eiseninjektionen dargetaner Art Schnitte durch die Mitteldarmdrüse, so läßt sich in den Blasenzellen das Eisen mikrochemisch nachweisen. Die Ansicht Cuénots (und anderer Autoren), daß die skizzierten Befunde beweisen, die Blasenzellen seien nicht die Bildner von Ferment, sondern Exkretionszellen, glaube ich widerlegt zu haben[1]). Füttert man nämlich Krebse nach jenen Eiseninjektionen, so gelangt das Eisen zum Teil mit der Nahrung wieder in die Mitteldarmdrüse und wird daselbst (in den Absorptionszellen) wieder resorbiert. Naturgemäß gelangt ein kleiner Teil des Eisens auch in den Enddarm (wie ja auch die Hüllen abgestoßener Fermentzellen dahin gelangen können), allein diese Menge (0,3 mg Eisen nach Verfütterung von 0,8 mg innerhalb 36 Tagen)[2]) ist relativ zu klein, um das Ergebnis der Tätigkeit spezifischer Exkretionszellen zu sein, um so mehr, als die Annahme solch spezifischer exkretiver Funktion durch die Rückresorption des Exkretes unmöglich gemacht wird. Ohne leugnen zu wollen, daß diese Drüsenzellen gelegentlich sich an der Entfernung unnützer Stoffe aus dem Körper beteiligen können, halten wir den Nachweis für erbracht, daß diese Ausscheidung eine Nebenerscheinung bei der normalen Sekretion des Fermentes ist. In gleicher Weise vermag die Milchdrüse der Säugetiere körperfremde Stoffe, aber auch Harnstoff abzuscheiden [3]), niemand wird jedoch dieses Organ als eine Niere betrachten wollen. Neuere Versuche, insbesondere an Insekten, haben gezeigt, daß allgemein Drüsenzellen sich gegen das, dem Blute beigemengte Eisen nicht abschließen können, sondern es mit auszuscheiden gezwungen sind.

Ein weiterer Beweis dafür, daß die Blasenzellen der Fermentbereitung obliegen, ist der Umstand, daß sich beim verdauenden Krebs mehr reife Fermentzellen nachweisen lassen, als bei Hungertieren. Auch erscheint im Hunger (Scyllarus, Palämon) die ganze Mitteldarmdrüse heller gefärbt, also sekretärmer (Frenzel). —

Durch die Filtereinrichtungen des Pylorusmagens, die dem flüssigen Safte keinen Widerstand entgegensetzen, gelangt das Fermentgemisch, getrieben durch die Muskulatur der Drüsencöka und des kurzen Pylorus, in den Kaumagen, woselbst es seine beschriebene Wirkung entfaltet. (Bezüglich der weiteren Vorgänge siehe S. 412.)

c) Niedere Malacostraken.

In sehr vielen Fällen dürften die Dinge bei den niederen Malacostraken genau so liegen, wie bei den Decapoden. Das gilt vor allem für die

---

[1]) Cuénot, L., Arch. Biol., T. 13, 1895, p. 245; Jordan, H., Arch. ges. Physiol. Bd. 105, 1904, S. 365 (siehe auch Guieysse, Saint-Hilaire).

[2]) Füttert man die Tiere nicht, so mag die Menge größer sein. Beim Hungertiere gelangen ja auch zahlreiche Fermentzellenhüllen in den Kot.

[3]) v. Soxhlet, Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 50, 1903, S. 2051 (Harnstoff). Dombrowsky, Arch. Hyg., Bd. 50, 1904, S. 183 (Anisöl, Fenchelöl, Karotin, Alizarin). Siehe auch Engel, St. und H. Murschhauser, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 73, 1911, S. 101 (harnfähige Stoffe); Chambrelent und Chevrier, C. R. Soc. Biol. Paris T. 71, 1911, p. 136 (Arsenik) etc.

Amphipoden, z. B. für die Caprelliden[1]) und für Gammarus (M. Weber l. c. S. 427). Stets sind unsere zwei Zelltypen vorhanden; zumal bei Caprelliden befindet sich an den blinden Enden der „Leberschläuche", wie bei Decapoden eine Art „Vegetationspunkt". An den undifferenzierten Zellen der Schlauchenden ließen sich Teilungszustände nachweisen, und es zeigte sich, von diesen Punkten ausgehend, nach der Mündung zu eine Differenzierung der Zellelemente in die beiden aktiven Typen (Mayer, S. 156). Hauptsächlich im mittleren Teil der beiden Schläuche finden sich Drüsenzellen mit grün bis braungrünen Sekretmassen. Das Schlauchlumen enthält grüne Flüssigkeit.

Für die Isopoden herrscht bei den Forschern nicht vollkommene Übereinstimmung bezüglich des Vorhandenseins von zwei Zellarten[2]). Weber fand bei Landasseln, wie Porcellio, Zellen mit und solche ohne Fett. Letztere, die wir als Fermentzellen betrachten würden, sind klein, mit zahlreichen Granulationen, während erstere enorm groß sind, und weit in das Schlauchlumen vorragen. Fig. 177. (Siehe Absorption).

Frenzel[3]) hingegen erklärte, es handle sich in allen Fällen um verschiedene Entwicklungsstadien der gleichen Zellart (hauptsächlich an marinen Isopoden wie Ione, Gyge, Idothea, Sphäroma):

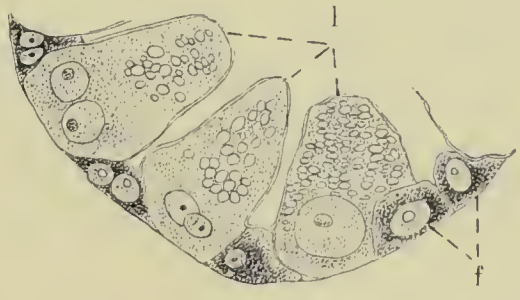


Fig. 177.

Teil eines Querschnitts durch einen Mitteldarmdrüsenschlauch. l „Leberzellen" (Absorptionszellen?), f Fermentzellen (n. M. Weber aus Biedermann).

Die vorspringenden Zellen seien reif, enthielten teils farbloses, teils gefärbtes (grünlich bis bräunlichgelbes) Fett, zuweilen Krystalle. Daneben aber kommen staubfeine Granula vor, die auch oftmals gefärbt sind (goldgelb bei Sphäroma, grünlichgelb bei Idothea tectica, bräunlich bei Cymothoa), und die sich in gleicher Weise im Sekret der Drüse nachweisen lassen sollen. Daher denn Frenzel nicht ansteht „diesen langen, vorragenden Elementen Drüsenfunktion zuzuschreiben". Frenzels Ansicht wird von mehreren Autoren geteilt (Rosenstadt bei Asellus, Giard und Bonnier bei parasitären Isopoden, nach Frenzel). Neuerdings tritt auch Murlin[4]) für die Meinung ein, daß die basalen, kleinen Elemente Jugendstadien der großen Zellen seien. Beide entwickelten sich aus indifferenten Zellen des distalen (blinden) Schlauchendes[5]). Daß beide Zellelemente sich aus gemeinsamen Urzellen ableiten, beweist, wie wir sahen, nichts, gegen ihre verschiedene Funktion, gegen die ich in der Literatur stichhaltige Argumente nicht habe finden können. Hier könnten nur Versuche entscheiden.

---

[1]) Mayer, Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Nr. 6, 1882. S. 152 f.

[2]) Auch Webers Angaben über Ferment und „Leber"- (Absorptions-) zellen bei Gammarus sind nicht unwidersprochen geblieben.

[3]) l. c. Hauptsächlich Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. 5, 1884, S. 89.

[4]) Murlin, John, Raymond, Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 54, 1902/03 p. 284, Landisopoden.

[5]) Manille Ide steht wiederum mehr auf seiten Webers (La Cellule, T. 8, 1892, p. 160). Siehe auch Guieysse, A., Arch. Anat. microsc. Paris, T. 9, 1907, p. 343.

F. Weitere Schicksale der im Kaumagen, unter dem Einflusse der „Magenmühle" und des Mitteldarmdrüsensaftes verdauten Nahrung.

1. Die groben Verdauungsrückstände (Malacostraken).

Falls die Nahrung sehr grobe Hartteile enthält, die nichtsdestoweniger verschluckt worden sind (Skelette, etwa von Fischen), so ist gelegentlich beobachtet worden, daß diese Hartteile, der daran haftenden Weichteile beraubt, durch den Mund wieder ausgestoßen werden. Wir sehen sogleich, daß der Eingang zum Filterapparat des Pylorus nur ein schmaler, umgekehrt Y-förmiger behaarter Spalt ist, der grobe Elemente gar nicht hindurchläßt. Stamati[1]) wies dieses Ausstoßen beim Flußkrebs an verholzten Teilen verfütterter Blätter nach. Lemoine[2]) gelang es, durch elektrische Reizung der Mundhöhle, derart antiperistaltische Bewegung zu erzeugen, daß durch sie der Mageninhalt entleert wurde. Ähnliches soll nach Herrick[3]) auch für Homarus americanus gelten (Ausstoßen grober Rückstände), während sich Mayer (Fauna und Flora No. 6, S. 178) gegen das normale Vorkommen solch eines Brechaktes bei Caprelliden ausspricht. Antiperistaltische Bewegungen kommen jedoch auch hier vor, angeblich infolge abnormer Reizung durch die Methode der Beobachtung.

2. Der Übergang vom Vorder- zum Mitteldarm. Filtration im Pylorusmagen. Direkter Übergang der Filterrückstände in den Enddarm bei den Malacostraken.

Bei den **Entomostraken** tritt die Nahrung unmittelbar aus dem Ösophagus in den Mitteldarm, ob dieser nun eine magenartige Erweiterung hat oder nicht. Da wo Cöka irgendwelcher Art vorhanden sind, und in diese nachweislich die Nahrung tritt, ist dieser Eintritt nicht rätselhafter als etwa bei Strudelwürmern. Die Leberhörnchen der Cladoceren etwa, sind einfache Ausstülpungen der Darmwand, und wenn der Darm Nahrung unter gewissem Drucke enthält und derartige Cöka nicht abschließbar sind, dann muß eben die Nahrung in sie eintreten. Andererseits schließt es die primitive Anordnung des ganzen Apparates auch aus, daß einzelne Nahrungsbestandteile ohne etwa in den Mitteldarm zu gelangen, ausschließlich in die Cöka treten: Ein gleichförmiger Chymus muß den Darm mit seinen Anhängen erfüllen.

Im schärfsten Gegensatz hierzu stehen die **Malacostraken.** Der Mitteldarm ist hier meist ganz kurz, und geht direkt in den weiten Enddarm über, welcher an der Verdauung keinen Anteil mehr nimmt. Die Mündung der Mitteldarmdrüse in den Mitteldarm ist verhältnismäßig unbedeutend. Die Hauptmasse der Nahrung würde ungenutzt in den Enddarm eintreten, der kurze Mitteldarm nicht hinreichend Chymus in die, im Verhältnis so große Drüse stauen können, wäre hier nicht durch besondere Einrichtungen dafür gesorgt, daß die Nahrung größtenteils in die Mitteldarmdrüse, kleineren Teiles in den Mitteldarm (Mitteldarmrest) geleitet wird. Aber diese hochkomplizierten Einrichtungen bieten, wie schon früher angedeutet, mehr als das. Sie filtrieren die, den Mittel-

[1]) Stamati, Grégoire, Arch. Soc. Stiint. sc. Lit. diu Jaši, T. 3, 1888.
[2]) Lemoine, Victor, Ann. Sc. nat. Zool. (5), T. 9, 1868, p. 99, T. 10, p. 5.
[3]) Herrick, Bull. U. S. Fish. Comm. 1895, p. 30.

darmgebilden zuzuführenden Chymusmengen sehr gründlich, die Filterrückstände aber werden — ohne daß sie mit den zarten Mitteldarmepithelien in Berührung kämen — unmittelbar dem Enddarm übergeben.

Die **Filtereinrichtung** im Pylorus der Malacostraken.

Die ungemein komplizierte Einrichtung der Filteranlagen im Pylorus wird leichter verständlich, wenn wir sie zunächst in ihrer primitivsten Anordnung bei niederen Malacostraken kennen lernen.

a) Allgemein für alle Malacostraken läßt sich folgende Beschreibung geben: Der Pylorus zeigt drei Stockwerke, d. h. drei übereinander liegende, miteinander in bestimmter Weise kommunizierende Kanalsysteme. Das mittlere ist am geräumigsten, die Nahrung kann vom Vorraume aus am ungehindertsten hier eintreten; es ist die Presse, die alles Gelöste und fein Verteilte nach oben und unten von den Pressrückständen abpreßt, diese Rückstände aber durch ein besonderes Chitinrohr direkt dem Enddarm übergibt.

Oben (obere Etage) liegt ein Kanalsystem, das einen Teil des Preßsaftes aus der Presse aufnimmt, filtriert und dem Mitteldarmreste zuführt („Mitteldarmfilter"), während unten ein Kanalsystem in gleicher Weise ein Filtrat in die Mitteldarmdrüse ergießt („Drüsenfilter"). Die Filtration geschieht zunächst dadurch, daß der Zugang von der Presse zu den beiden „Filtern" enge, behaarte Spalten sind: Bei höheren Malacostraken kompliziert sich allerdings das Drüsenfilter sehr wesentlich.

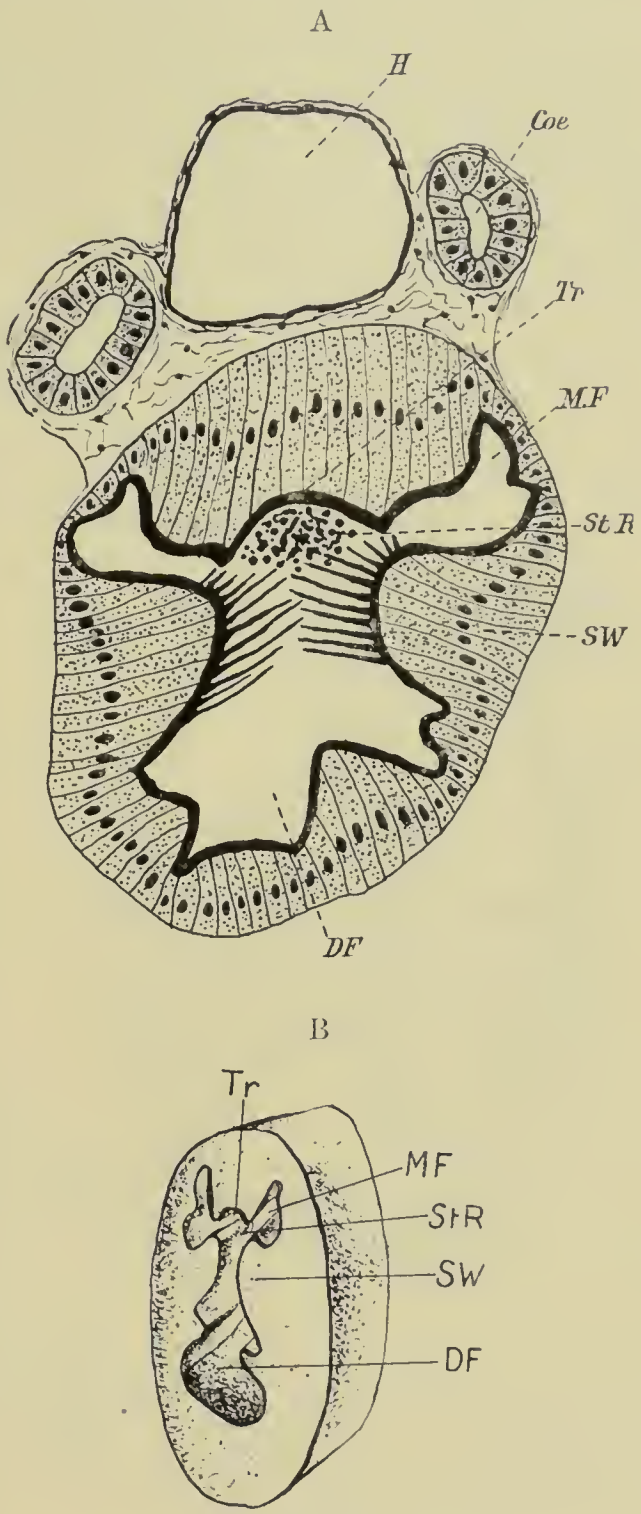


Fig. 178.

Nebalia, Querschnitt durch den Filtermagen. H Herz, Coe Cökum (paarig). Tr Dach des Pylorus, verdickt, weiter hinten sich als „Trichter" abhebend, MF Mitteldarmfilter, StR Stauraum (Presse), gröbere Nahrung enthaltend, SW Seitenwulst, DF Drüsenfilter 234 fach (nach Jordan), B Schema eines Stückes des Filterdarms von Nebalia, durch Querschnitt abgetrennt: zur Veranschaulichung der Wülste und Rinnen. Das Stück liegt zwischen der Region, die Fig. 178 A und 179 wiedergibt. Die Filterhaare sind weggelassen. Bezeichnungen wie in A (Orig.).

b) Die einfachsten Verhältnisse fand ich bei Nebalia[1]) (Fig. 178 bis 182). Das ursprünglich kreisende Lumen des Pylorus wird durch drei vorspringende Längswülste in vier Teile zerlegt. Zunächst in die drei Rinnen, die naturgemäß zwischen drei Wülsten entstehen (rechts und links MF, unten DF). Die drei Längswülste, ein dorsaler (Tr) und zwei seitliche (SW), kommen einander ziemlich nahe, so daß ihre Kanten bis auf einen mehr oder weniger schmalen Spalt (Filterspalt) sich einander nähern, während zwischen den drei Rücken ziemlich viel Platz bleibt: ein im Zentrum des ganzen Kanales befindlicher Längsgang (StR). Von diesem sind die von den Wülsten gebildeten Längsrinnen nur durch jene Längsspalten zugänglich, welche die Wülste miteinander bilden. In den zentralen Kanal (Preß- oder Stauraum) gelangt die Nahrung von der Cardia her und wird einer Stauung oder Pressung unterworfen. Nur was gelöst oder fein verteilt ist, kann durch die Spalten hindurchtreten und gelangt in die drei peripheren Rinnen. Starke Haare sorgen dafür, daß gröbere Bestandteile der Nahrung nicht durch die Spalten hindurchtreten können, sondern als „Preßrückstand" im Mittelkanal bleiben.

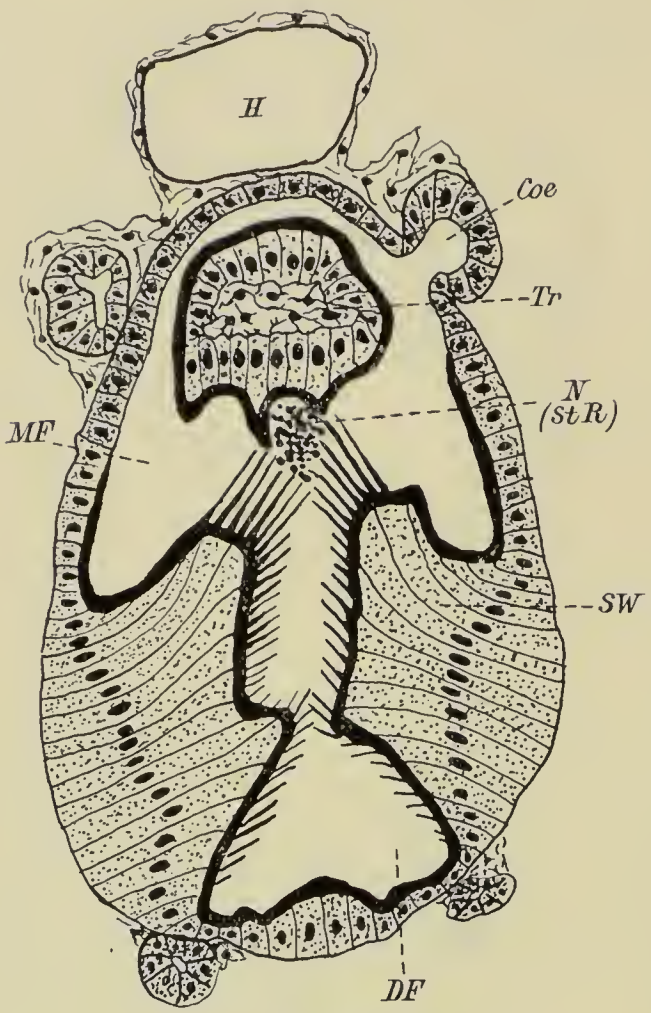


Fig. 179.

Nebalia, Querschnitt durch den Filtermagen; weiter nach hinten als Fig. 178. H Herz, Coe Cökum, Tr Trichter, N gröbere Nahrung im Stauraum StR, MF Mitteldarmfilter, SW Seitenwulst, DF Drüsenfilter Vergr. 234 fach (nach Jordan).

α) Schicksal vom Inhalt des Mittelkanals (Stau- oder Preßraumes).

Die Preßrückstände. Der dorsale, in der Mitte gelegene Wulst zeigt im Querschnitt in dem, den Mittelkanal begrenzenden, am meisten vorspringenden Teil (Rücken) eine Einbuchtung. Das ist eine Längsrinne auf dem Wulstrücken, eine Art „Nute" (Tr). Je näher zum Mitteldarm, desto tiefer wird diese Rinne, bis sie sich schließlich fast zum Rohre schließt. Damit umfaßt der dorsale Wulst größtenteils den vorerwähnten Mittelkanal (StR): die Preßrückstände (N) des Mittelkanals liegen (in der Nähe des Mitteldarmes) vollkommen in der Rinne, die in den Dorsalwulst eingeschnitten ist. Da, wo der Mitteldarm beginnt und der Vorderdarm aufhört, hören mit letzterem zugleich nicht auch die drei Wülste auf, sondern ragen, ohne hier noch mit der (Mittel-) Darmwand verbunden zu sein, als drei nasenartige Vorsprünge durch den ganzen Mitteldarm (MD) und enden im

[1]) Über niedere Malacostraken: Jordan, Herm., Verh. deutsch. zool. Ges. 1909, S. 255.

chitinisierten Enddarm (ED). Der ursprüngliche dorsale Mittelwulst ist fast zu einem Rohre (Trichter) geschlossen (Fig. 180, 181); der Spalt, der unten offen bleibt, kann keine Preßrückstände in den Mitteldarm lassen, weil die zapfenartigen Verlängerungen der beiden unteren Wülste (SW), immer noch

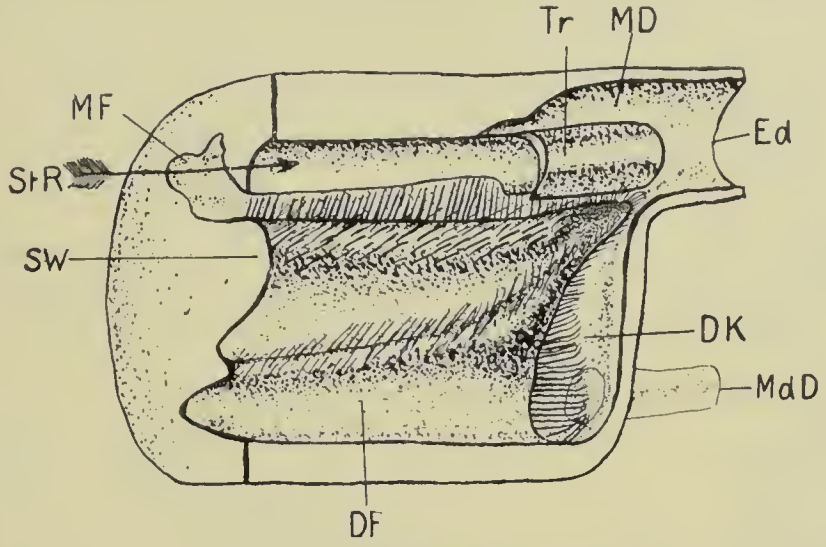


Fig. 180.

Filtermagen von Nebalia durch einen medianen Sagittalschnitt eröffnet (schematisch). StR Stauraum, MF Mitteldarmfilter, SW Seitenwulst, DF Drüsenfilter, Tr Trichter, MD Mitteldarm, Ed Enddarm, DK Drüsenvorkammer. Man sieht den Haarkamm der linken Seite, der das Drüsenfilter von der Drüsenvorkammer trennt, und die Mündung der Mitteldarmdrüse MdD (Orig.).

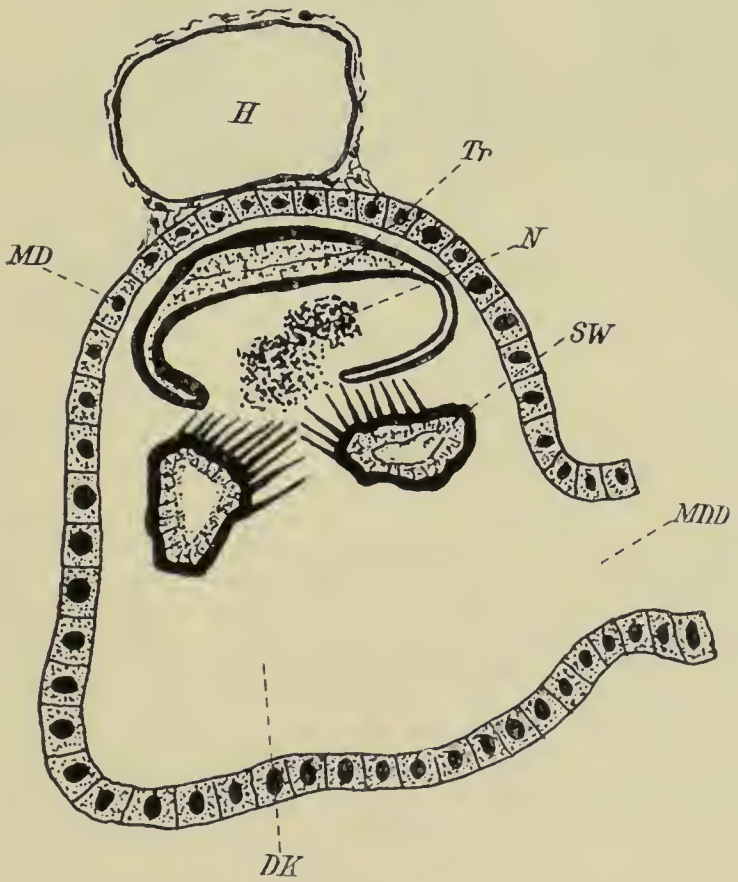


Fig. 181.

Nebalia. Querschnitt durch den Pylorus, weiter hinten als Fig. 179. Tr Trichter, N Nahrungsrückstand im Trichter, MD Mitteldarm, SW zapfenartige Fortsätze der Seitenwülste, MDD Mitteldarmdrüse (nur auf einer Seite getroffen), DK Drüsenkammer. Vergr. 234 fach (nach Jordan).

stark behaart, sich gerade vor den Rinnenspalt legen und höchstens ein Filtrat hindurch (in den Mitteldarm) lassen. So treten die Preßrückstände in den Enddarm und können im Mitteldarm keinen Schaden anrichten.

β) Die Filtrate. $\alpha\alpha$) Das Mitteldarmfilter (MF). Oben seitlich, zu beiden Seiten vom Mittelwulst und oberhalb je eines der Seitenwülste, lernten wir zwei Rinnen kennen, die aus der Presse nur Filtrat erhalten können. Wo der Vorderdarm in den Mitteldarm übergeht, und die drei einengenden Wülste sich zapfenartig von der Darmwand abheben, da ergießt sich der Filterinhalt, (das Filtrat), in den Mitteldarm: seine Wände benetzend, die drei vorspringenden Wülste aber umspülend.

$\beta\beta$) Das Drüsenfilter (DF). Unter beiden Seitenwülsten befindet sich ein großer Kanal, der enthält, was zwischen den starren Haaren der

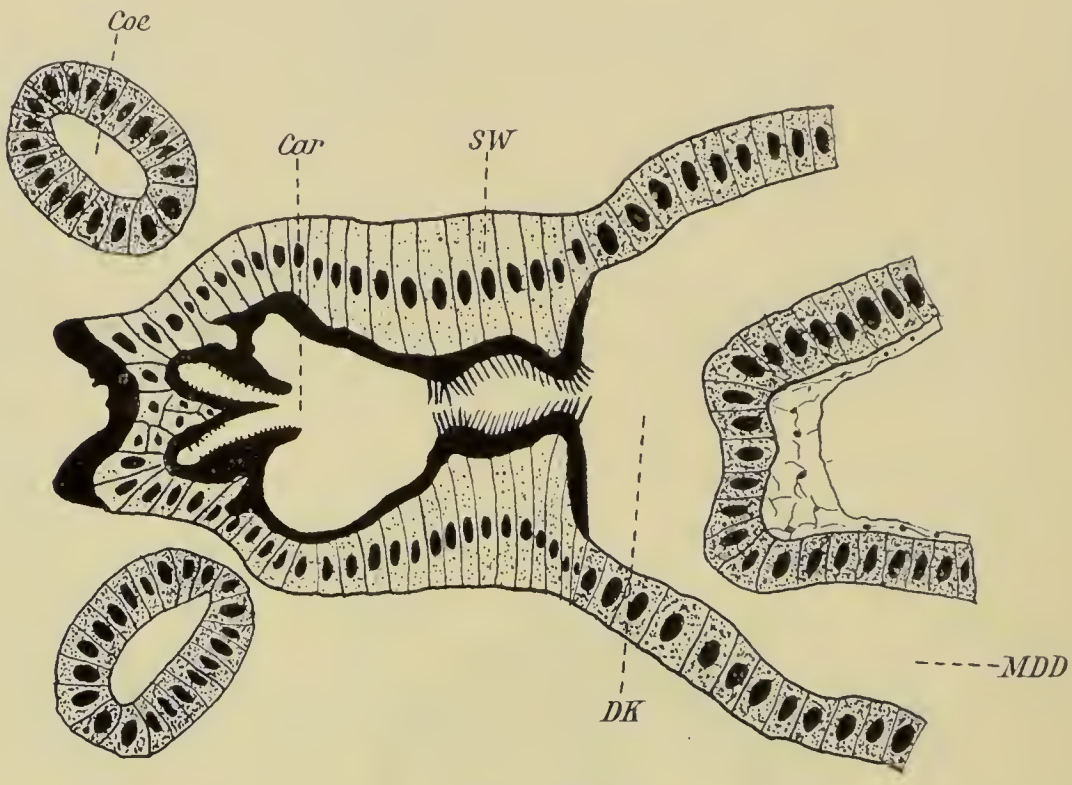


Fig. 182.

Nebalia. Horizontalschnitt durch den (etwas gebogenen) Magen. Car Cardia, Coe Cökum, SW Seitenwulst, DK Drüsenvorkammer, MDD Mitteldarmdrüse. Vergr. 234 fach (nach Jordan).

Seitenwülste hindurchfiltrieren konnte. Wo der Vorderdarm in den Mitteldarm übergeht, erweitert sich der Kanal unter den beiden, als Zapfen vorspringenden Seitenwülsten zu einem Raume, den wir die Vorkammer der Mitteldarmdrüse (DK) nennen können. Nach oben schließen ihn die beiden Zapfen gegen die Presse ab, aber auch nach vorn kommuniziert er mit Mittel- und Enddarm nur durch einen engen Spalt, zwischen Zapfen und Darmwand, denn das Lumen der genannten Darmteile ist um ein Bedeutendes geringer als dasjenige des Pylorus. Das Filtrat des Drüsenfilters muß nochmals einen zierlichen Haarkamm durchsetzen, um in die Kammer zu gelangen (Fig. 180). Diese Vorkammer nimmt die Ausführungsgänge der Mitteldarmdrüse (MDD) auf. Das Filtrat muß also in diese Gänge eintreten, nur sie haben freien Zugang. Immerhin besteht auch ein Durchgang von der Vorkammer zum Enddarm: der Weg des Kotes, der, nicht absorbiert, aus der Drüse kommt.

Beide Filtersysteme kommunizieren auch unmittelbar mit der Cardia durch enge behaarte Kanäle; können also auch von da nur Filtrat aufnehmen [1]).

Dieses Grundschema erfährt bei höheren Malacostraken sehr wesentliche Komplikationen, wenn auch die Grundform des Apparats bis zu den Decapoden gewahrt bleibt.

Die geringste Veränderung erleidet das Mitteldarmfilter (oben) und die (zentrale) Presse. Wir werden sogleich ihre Anordnung beim

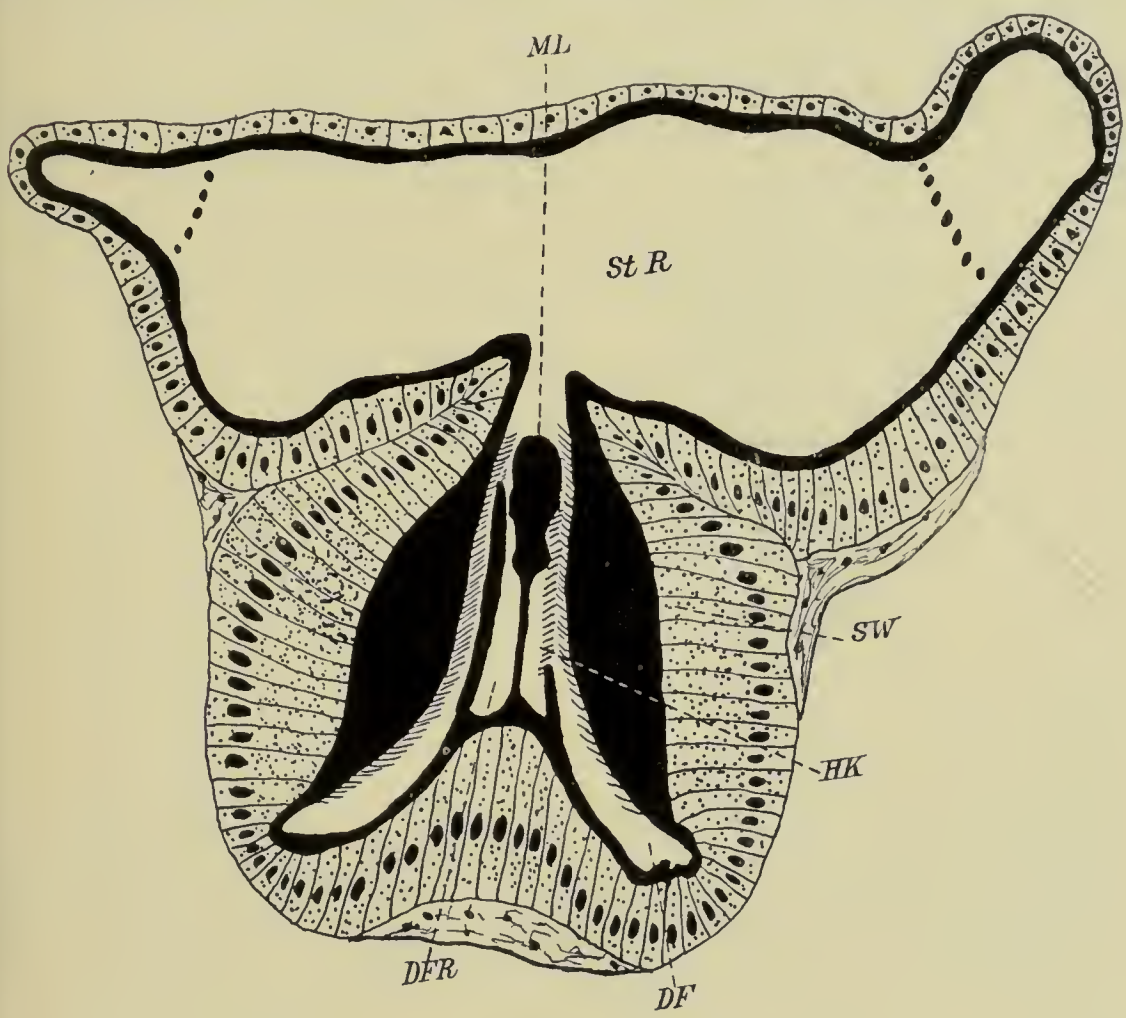


Fig. 183.

Idothea tricuspidata. Querschnitt durch den Pylorus. Am Stauraum (StR) sind Einzelheiten weggelassen. ML Mittelleiste, SW Seitenwulst, HK Haarkamm. DFR Drüsenfilterrinne, DF Drüsenfilter. Vergr. 234fach (nach Jordan).

Flußkrebs kennen lernen. Anders das Drüsenfilter (unten), das von Gruppe zu Gruppe sich weiter kompliziert, um schließlich bei den Thoracostraken eine staunenswerte Kompliziertheit zu erlangen.

c) Das Drüsenfilter der Isopoden und Amphipoden. Erster Typus: Idothea tricuspidata (Fig. 183—185). Man stelle sich zunächst

[1]) Ein Wulst, der offenbar der Cardiopylorikalklappe beim Flußkrebs entspricht, und auf dem Boden des Magens steht, trennt bei Nebalia die Cardia vom Pylorus. Rechts und links bleibt zwischen ihm und der seitlichen Magenwand, je ein schmaler, behaarter Spalt frei, als einziger unmittelbarer Durchgang von der Cardia zum Drüsenfilter. Auf ähnliche Weise ist der unmittelbare Zugang zum Mitteldarmfilter geschützt.

hier, wie in allen anderen Fällen, die Längsrinne vor, wie wir sie bei Nebalia unter den beiden Wülsten kennen lernten. Hier bei Idothea sehen wir nun den Raum des Kanals durch eine mittlere Längsleiste (ML) in zwei seitliche (paarige) Kanäle (DF) zerlegt. Der an sich enge Zugang zu diesem Doppelkanal, durch den behaarten Spalt zwischen den beiden Seitenwülsten (SW) hindurch, wird somit noch weiter verengert, da der obere Rand der medianen Längsleiste des Filterraumes, mit schienenkopfartiger Verdickung zwischen die beiden Wülste hineinragt. Jetzt haben wir schon einen ungemein engen Doppelspalt, je zwischen einem Kissen und dem „Schienenkopf". Aber auch diese Behinderung des Eindringens grober Nahrung reicht noch nicht hin: Alles, was in einen der beiden unteren Kanäle (DF) gedrungen ist, muß einem weiteren Filterprozeß unterworfen werden, soll es in die Mittel-

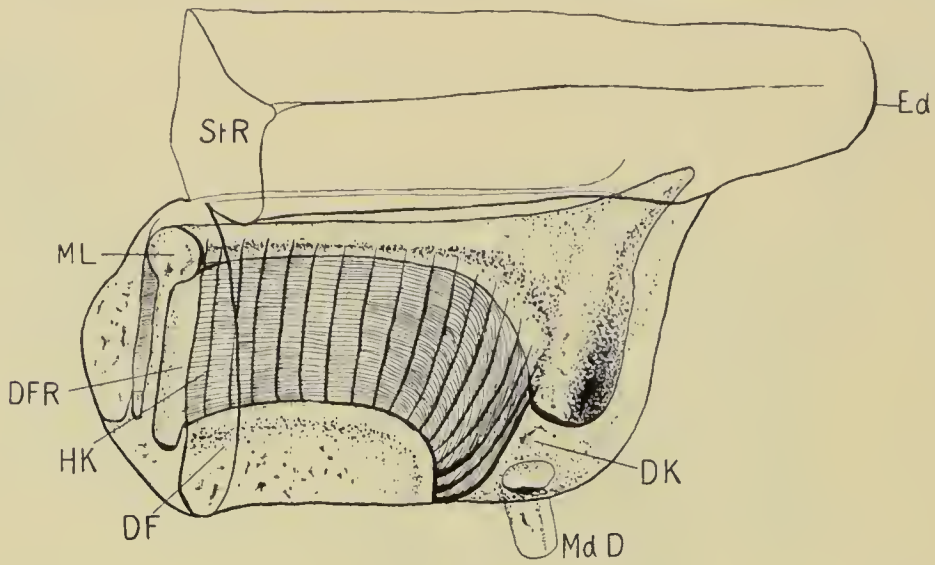


Fig. 184.

Idothea tricuspidata. Stück des Filtermagens von der Seite. Nur die zum Drüsenfilter gehörigen Teile sind ausgeführt (schematisch). ML Mittelleiste. Man sieht darüber den Spalt, durch den die Nahrung aus dem Stauraume StR treten muß. DF Drüsenfilter, d. h. der Raum, in dem die Drüsenfilterrinnen DFR stehen. Die Nahrung gelangt aus StR in DF und von da filtriert sie durch HK die Haarkämme in DFR hinein. Hinten, vor der Drüsenvorkammer DK sieht man, wie der Kopf der Mittelleiste sich verbreitert und mit den Haarkämmen sich an die Magenaußenwand anlegt, DF gegen DK abschließend. MdD Mitteldarmdrüse, Ed Enddarm (Orig.).

darmdrüse gelangen. Die Mittelleiste wurde von uns schon mit einer Eisenbahnschiene verglichen. Dem oberen Schienenkopf entspricht unten ein breiter Schienenfuß; der beide verbindende Träger ist eine dünne Lamelle. Zu beiden Seiten dieser Lamelle, außer durch sie auch von Kopf und Fuß umschlossen, befindet sich (wie auf den Seiten einer jeden Bahnschiene) ein Rinnenpaar (DFR). Zu jedem Filterkanalsystem gehört eine solche „Schienenrinne". Die Schienenrinne ist auf ihrer offenen Seite, dem Kanale zu, mit einem feinen Siebe (HK) versehen, durch das alles hindurch muß, was in die Schienenrinne soll, und in die Schienenrinne muß alles eintreten, was in die Mitteldarmdrüse gelangen soll. Das Sieb aber zeigt folgende Anordnung: Es besteht aus einer Reihe ungemein starker Haare oder Chitinsäulchen, die in einigem Abstande voneinander auf dem Schienenfuß entspringen, vertikal die Schienenrinne überbrücken und sich oben gegen den Schienenkopf legen. Diese Säulchen tragen, wie

ein Kamm, zahlreiche quergestellte (horizontal, in der Längsachse des Tieres) Haare, die je bis zur benachbarten Säule reichen und so die Schienenrinne, oder sagen wir die Drüsenfilterrinne von den Seitenkanälen völlig abschließen. Zwischen den Kammhaaren hindurch muß die Nahrung in die Rinne filtrieren!

Hinten, kurz vor dem Übergang von Pylorus zu Mitteldarm, wird die Schiene so breit, daß sie sich beiderseits mit Fuß, Kopf und Kämmen an die Außenwand der beiden primären Filterkanäle anlegt und diese nach hinten völlig abschließt (Fig. 185 siehe auch Fig. 187). Insbesondere das Kammsieb legt sich in Gestalt einer, je nach außen geschweiften Membran vor den Kanal: alles, was in dem Kanal ist, muß durch die feinen Spalten dieser Membran hindurch, oder, wenn das (für gröbere Partikel) nicht möglich ist, auf der Membran nach oben entweichen, um sich den Substanzen der Presse wieder zuzugesellen. Da sich der Schienenträger an dem Abschlusse des Kanals nicht beteiligt, so bleibt rechts und links von ihm eine Öffnung bestehen, durch welche der Inhalt der Schienenrinne, das Filtrat, in die nun unmittelbar folgende Drüsenvorkammer (DK) sich ergießt.

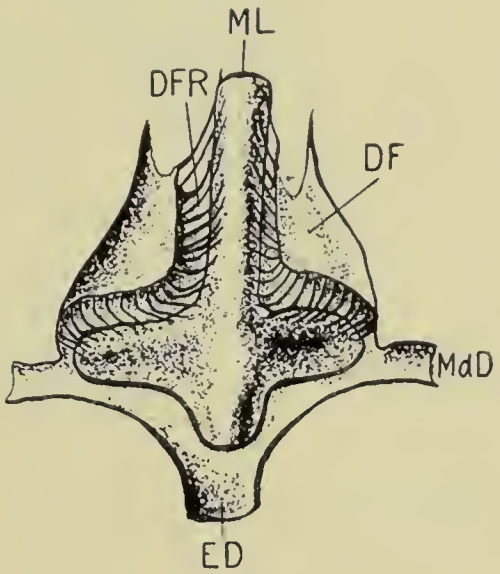


Fig. 185.

Idothea tricuspidata. Drüsenfilter horizontal von oben freigelegt (schematisch). Man sieht auf die Mittelleiste ML und in den Drüsenfilterraum DF, in dem die Mittelleiste mit den Haarkämmen steht. Durch die Haarkämme hindurch tritt die Nahrung in die Drüsenfilterrinne DFR. Man sieht an diesem Schema (wie auch in Fig. 184 und 186) deutlich, wie Mittelleiste und Haarkämme hinten das Drüsenfilter gegen die Drüsenvorkammer abschließen, während der Inhalt von DFR sich in die Vorkammer und somit die Mitteldarmdrüse MdD ergießt. ED unterster Teil des Enddarms, dessen Lumen höher liegt (Orig.).

Zweiter Typ. Flohkrebs (Gammarus pulex) (Fig. 186, 187). Bei Gammarus kompliziert sich das Mitteldarmfilter dadurch, daß statt einer Filterrinne jederseits deren zwei vorhanden sind, die etagenweise an der Mittelleiste („Schiene") über einander stehen. Der „Schienenfuß" der oberen Rinne spielt den Kammhaaren der unteren Rinne gegenüber die gleiche Rolle, die wir dem Schienenkopfe soeben zuerkannten. Die Haare der unteren Rinne legen sich oben abschließend gegen die Basis der oberen Rinne. Diese aber ist eine, auf dem Schienenträger senkrecht stehende, horizontal verlaufende Leiste (Lamelle). Es kommt hierzu etwas Neues, was, wie mir scheint, die Vermehrung der Filterrinnen erst recht notwendig macht: Bei Idothea ist die Rinne durch Haarkämme bedeckt, durch die die Nahrung hindurchfiltrieren muß. Bei Gammarus und den Thorakostraken sind die Rinnen mit vielen einzelnen, vertikalen, dicht stehenden Haaren bedeckt, die etwas länger, als die Rinne breit, mit ihrer Spitze dem Nahrungsstrome entgegenragen, der aus der Presse kommt, dergestalt alles, was zwischen Haarreihe und nächstoberer Rinnenleiste hindurchtreten kann, sozusagen auffangend. Nur dasjenige, was diesem Fangprozeß entgeht, trotzdem aber filterfähig ist, dringt zwischen den

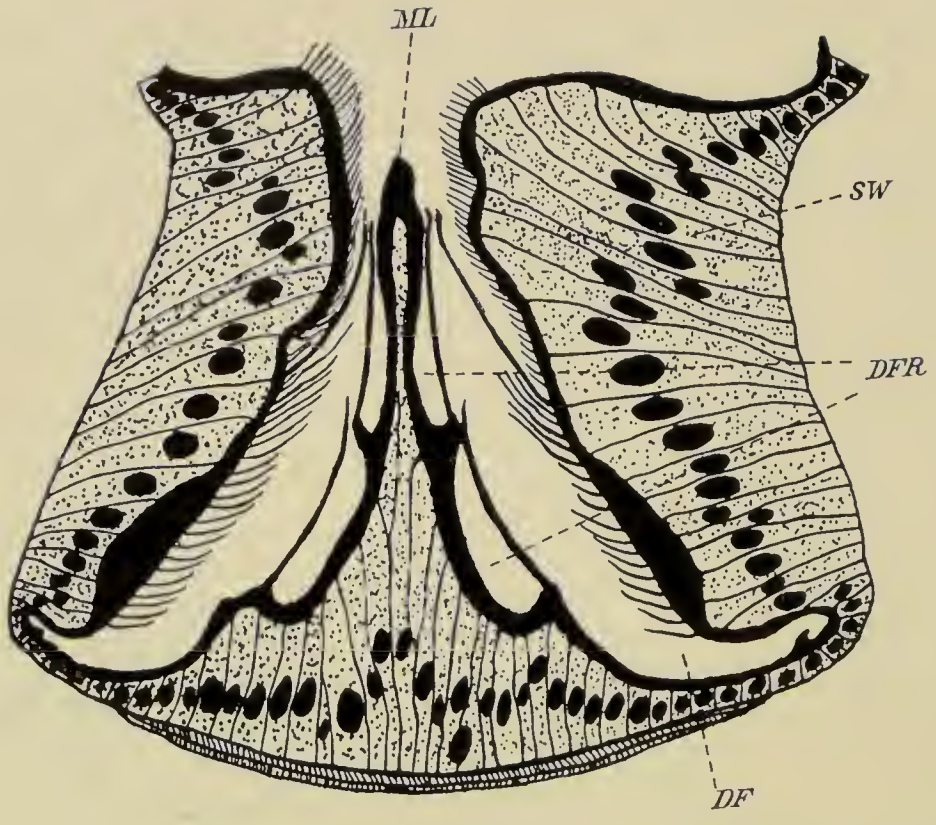


Fig. 186.

Gammarus pulex. Querschnitt durch den Pylorus. ML Mittelleiste, SW Seitenwulst, DFK Drüsenfilterrinne, DF Drüsenfilter. Vergr. 234 fach (nach Jordan).

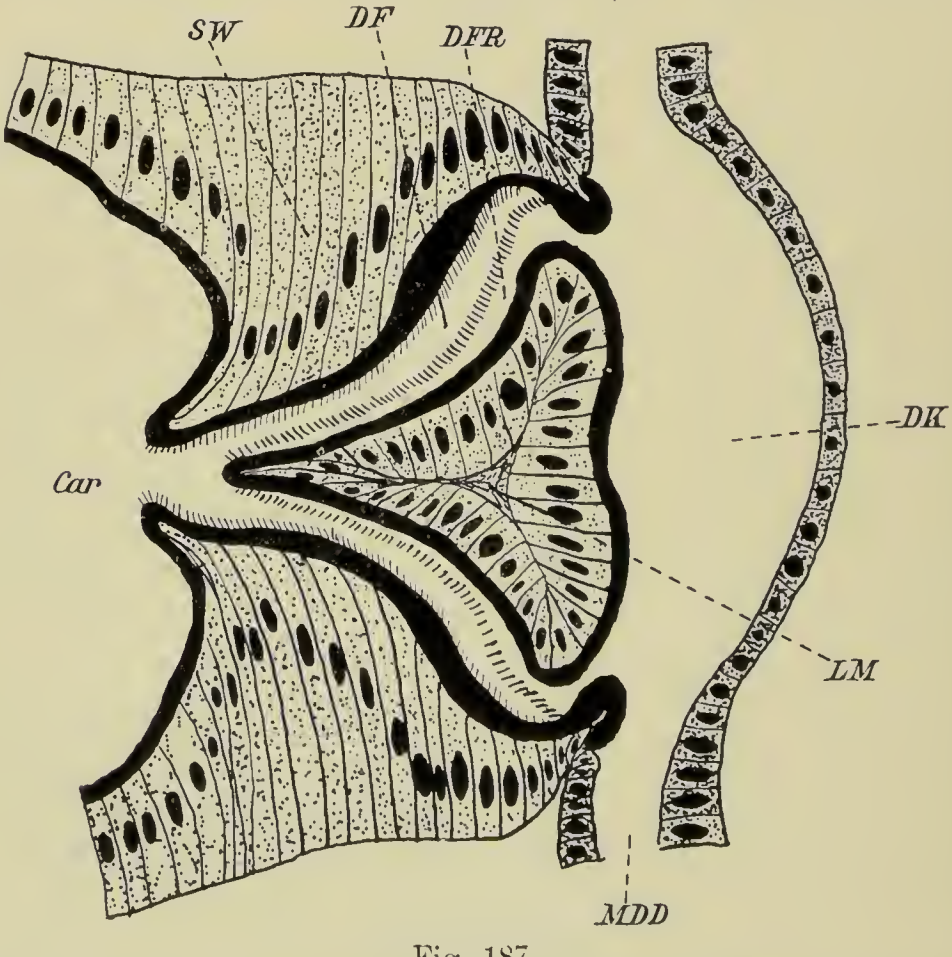


Fig. 187.

Gammarus pulex. Horizontalschnitt durch den Pylorus. Car Cardia, SW Seitenwulst, DF Drüsenfilter, DFR Drüsenfilterrinne, LM Mittelleiste, DK Drüsenvorkammer, MDD Mitteldarmdrüse. Vergr. 234 fach (nach Jordan).

Haaren in die Rinnen, zumal hinten, wo die Haare[1]) sich wieder als zwei nach rechts und links ausschweifende Membranen (aus je zwei Etagen) vor den primären Filterkanal legen (Fig. 187). Wenn aber das Abfangen durch die Reihen überstehender Haarspitzen solch eine Rolle wirklich spielt, dann wird der Apparat auch um so wirtschaftlicher sein, je mehr Filterrinnen ausgebildet sind. So finden wir denn bei den Thoracostraken die Filterrinnen in großer Zahl übereinander angebracht, Rinnen, die immer in gleicher Weise auf der großen Mittelleiste und dem Boden der primären Filterkanäle stehen.

d) Der Pylorusmagen und die Wanderung der Nahrung durch ihn beim Flußkrebs (Fig. 188 bis 192) [2]).

α) Der Übergang von Cardia zu Pylorus. Wir verließen die Nahrung in verdautem Zustande in der Cardia (Kaumagen). Schon beim Mahlprozeß tritt sie in den Teil des Pylorus, der unmittelbar hinter der Kardiopylorikalfalte (des Mittelzahnes) kommt, der aber physiologisch mit dem Pylorus nichts zu tun hat. Hinter diesem Vorraume stößt die Nahrung auf den ersten Widerstand, der den Durchtritt aller großen Skeletstücke schon unmöglich macht. Drei Wülste, ein unterer medianer, die große „Kardiopylorikalklappe“ (CPK) und zwei seitlich obere, machen das Lumen zu einem etwa umgekehrt Y-förmigen Spalt (Fig. 188), der obendrein noch durch Haare geschützt ist. Durch den Spalt dringt die Nahrung ein und teilt sich unmittelbar in drei Ströme, die allerdings durch haargeschützte Spalten stets miteinander in Verbindung bleiben: Was durch den oberen unpaaren Ast des Spaltes geht, gelangt in eine Art Vorraum des Filtermagens (Fig. 189 VR), der mit dem Mitteldarmfilter (MDF) und der Presse (Pr), je durch behaarte Zugänge in Verbindung steht.

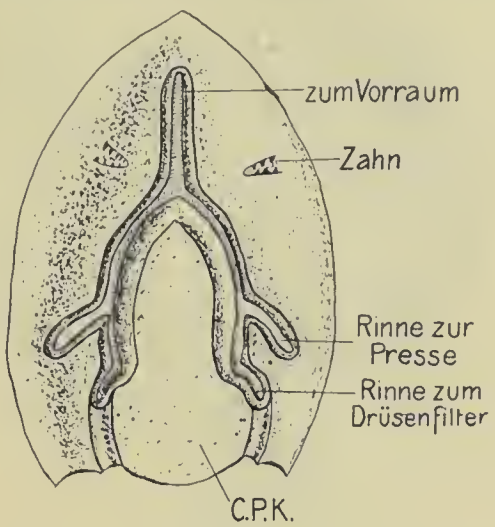


Fig. 188.

Flußkrebs. Das Spaltensystem, durch das die Nahrung aus dem Kaumagen in den Filtermagen treten muß. CPK „Cardiopylorikalklappe“. Von den Seitenzähnen („Zahn“) ist nur die hinterste Spitze zu sehen (Orig.).

Von den beiden paarigen Ästen gehen je zwei Längsrinnen aus, tiefe seitliche Einfaltungen der äußeren Pyloruswand, neben denen zwar auch der ganze übrige Spalt durchgängig ist, die aber wohl die Hauptmenge der Nahrung zu leiten haben. Das obere Rinnenpaar, welches recht geräumig ist, führt unmittelbar in die Presse (auch Fig. 189, z. Pr). In ihm zeigen Schnitte die gröbsten und zahlreichsten Nahrungsteilchen. Das untere Rinnenpaar führt in die primären Drüsenfilterräume (auch Fig. 189, z. DF), die schon an sich, obgleich sie ja die Filteranlagen erst beherbergen, für unmittelbar zugeleitete gröbere Nahrung ebenso

[1]) Die Leiste, die der oberen Rinne und ihren Haaren zur Basis dient, hebt sich von ihrer Unterlage, dem Schienenträger ab, und begleitet die Haare zur Außenwand, des primären Filterraumes.

[2]) Jordan, H., Arch. ges. Physiol. Bd. 101, 1904, S. 263.

unzugänglich sind, wie für solche, die aus der Presse einzudringen sucht. Verhältnismäßig ungeschützt zugänglich ist nur die Presse.

Diese Presse wird beim Flußkrebs (und abgesehen von Nebalia wohl in der Regel) nur von den beiden Seitenwülsten gebildet. Hier sind das ovale, längsgestellte dicke Platten (Fig. 189, 191, Pr), die, vergleichbar zwei flachen, mit den Rändern aufeinander passenden Händen, sich zusammendrückend, alles, was sich zwischen ihnen befindet, an den Rändern vorbei hinauszudrängen suchen. Die Pressung ist deutlich am Inhalte dieses Mittelraumes wahrzunehmen[1]). Rückstauung durch die, von der Cardia herführenden Rinnen hindurch, verhindert ein Klappenventilpaar

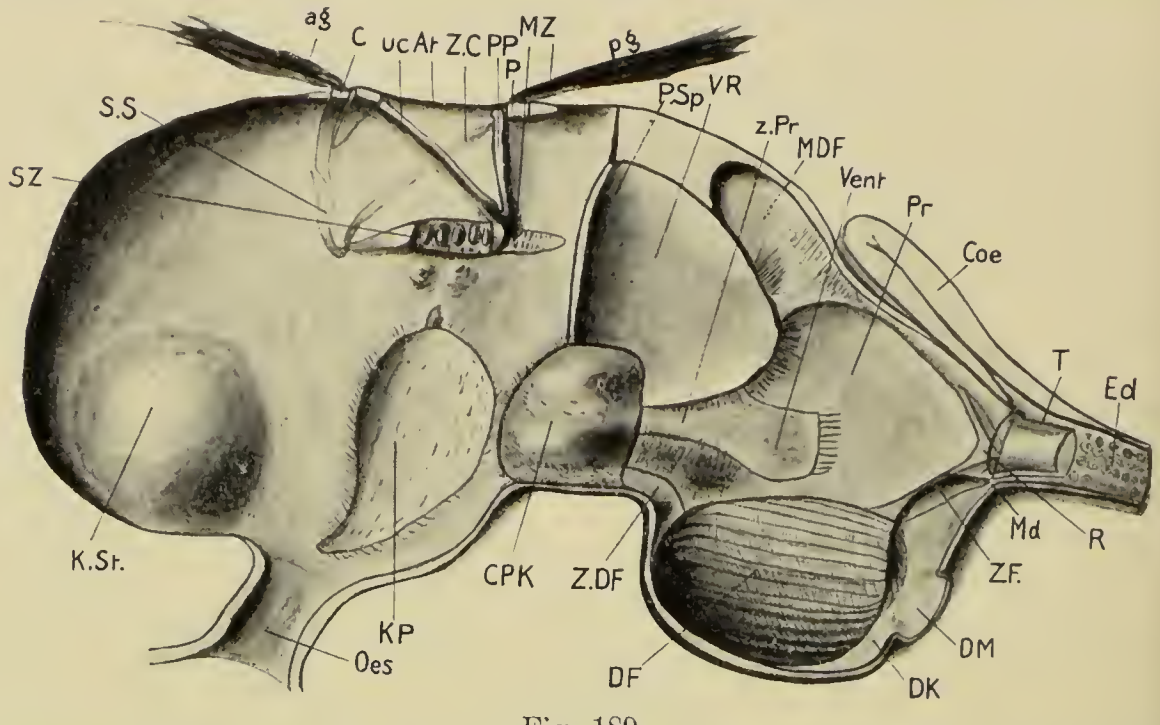


Fig. 189.

Schematischer Längsschnitt durch den Magen vom Flußkrebs (nicht ganz median). Teile des Filtermagens: CPK Cardiopylorikalklappe von links; man sieht unten eine behaarte Rinne die zum Drüsenfilter, in der Mitte eine solche, die zur Presse führt. PSp Spalte zwischen Kaumagen und Filter der, an der in der Fig. sichtbaren Stelle zum Vorraum führt (siehe Fig. 188), VR Vorraum, z. Pr. Weg aus dem Kaumagen an CPK vorbei, in die Presse (rechts), Z.DF Weg aus dem Kaumagen an CPK vorbei, in das Drüsenfilter (rechts), MDF Mitteldarmfilter, Vent Rückstauventil (verhindert beim Pressen den Rücktritt der Nahrung durch z. Pr nach dem Kaumagen), Pr Presse oder Stauraum, DF Drüsenfilter, DK Drüsenvorkammer, DM Mündung der Mitteldarmdrüse in die Drüsenvorkammer, ZF zungenförmiger Fortsatz, Md Mitteldarm, Coe Cökum, R Reuse, T Trichter, Ed Enddarm (Original).

(Fig. 189 Vent), das auf den Preßplatten selbst sich befindet; seine Wirksamkeit offenbart sich durch die ungemein dichten Nahrungsteilchen, die unter den Klappen sich finden. Vorn laufen die Preßplatten spitz zu, die Spitzen tragen einen nach innen gekrümmten Chitinrand; beide Spitzen legen sich zu einer „Reuse" R (auch auf Fig. 190) zusammen, die bei der Pressung elastischen Widerstand leistet.

Der Übergang zum Enddarm ist im Prinzip gleich wie bei Nebalia. Das Dach des Pylorus ragt an der Stelle, wo der Vorderdarm in den Mitteldarm übergeht, als fast geschlossenes Rohr (Trichter Fig. 189 und 190 T) durch das Stückchen Mitteldarm, bis in den Enddarm, und

[1]) Bei manchen Arten sind die Preßplatten mit Längswülsten versehen, die auf dem Querschnitte wie Zähne aussehen (Palaemon, Squilla).

die beiden Spitzen der Preßplatten (Reuse) begleiten freiragend den Trichter, wie bei Nebalia noch ein Stück lang, nur daß der Abschluß der, zwischen diesen Gebilden wandernden Preßrückstände ein viel vollkommenerer ist, als bei Nebalia. Das hörten wir von der Reuse, es kommt aber dazu, daß diese Reuse in den Trichter selbst mündet, ihm den Inhalt übergebend.

Das Mitteldarmfilter (MDF) ist im Prinzip demjenigen bei Nebalia völlig gleich. Zwar bildet das Pylorusdach keinen medianen Längswulst, dafür ragen die beiden oberen Kanten der Preßplatten soweit nach oben, daß die Passage zwischen ihnen und dem Pylorusdach zum Filtrieren eng genug ist. Die Haarkämme, welche das Filtrieren besorgen, sind dicht und zierlich. Das Filtrat gelangt in jene beiden Längskanäle, welche rechts und links von den hier frei nach oben ragenden Preßplatten liegen, so daß das Mitteldarmfilter wie ein Sattel auf der Presse liegt. Die Längskanäle münden zu beiden Seiten vom Trichter in den Mitteldarm.

Das Drüsenfilter (DF), im Prinzip gleich dem von Gammarus, zeichnet sich durch die große Zahl der neben- (und über-) einander angebrachten Filterrinnen (DFR) aus.

Der primäre Filterraum wird durch eine halbkugelige Fortsetzung (nach unten zu) der Seitenwülste zu je einem Spalt von Sichelform verengert. In den zwischen den Preßplatten klaffenden Spalt ragt hier die, Filterrinnen tragende Mittelleiste schneidenartig. Rinne um Rinne steht auf ihr, dem aus der Presse kommenden Nahrungsstrome die Haarspitzenreihen entgegenstreckend (Fig. 191).

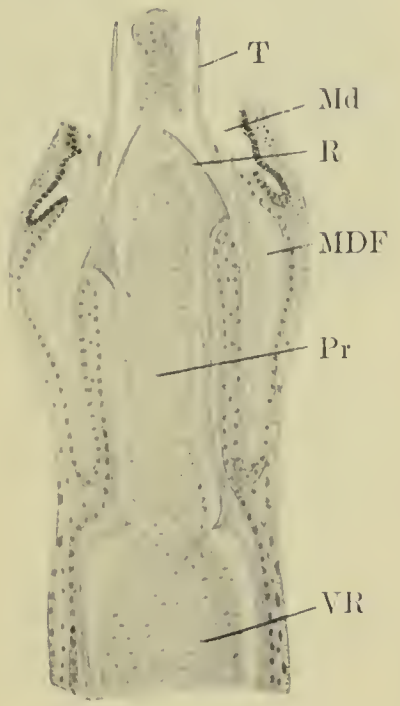


Fig. 190.

Horizontalschnitt durch den Pylorus mit Mitteldarm und einem Teil vom Enddarm (Astacus). VR Vorraum. Pr Presse, MDF Mitteldarmfilter, MD Mitteldarm, R Reuse, T Trichter (nach Jordan aus Biedermann).

Hinten, vor dem Übergang zum Mitteldarm, bilden die, sich von der Unterlage abhebenden und zur Außenwand des Pylorus gehenden, rinnenbildenden Leisten mit ihren Querhaarreihen, einen zierlichen, etwa halbkugeligen Korb (Fig. 192). Was hindurch kann, tritt in die Mitteldarmdrüse [1]). Der Rückstand wird durch eine Rinne in den Darm geleitet. Die Rinne verbreitert sich hinten (Fig. 189, ZF). Sie dient hierdurch nebenher dazu, die Mitteldarmbucht (Drüsenvorkammer, DK), welche die Drüsenmündungen (DM) aufnimmt, bis auf einen Spalt, gegen den Darm abzuschließen [2]). Dieser Spalt (zwischen jenem Rinnenvorsprung (ZF) und der Wand des sich plötzlich verengernden Mitteldarmes), dient zur Abfuhr der unverdaulichen Reste der in die Drüse eingedrungenen Nahrung („Drüsenkot").

[1]) Der Rinneninhalt (Filtrat) hat beim Abheben der Stäbe von der Unterlage unmittelbar freien Zutritt zur Drüse.

[2]) Das taten bei Nebalia die Zapfen der Seitenwülste. Beim Flußkrebs bilden diese jedoch die Reuse. So wird der Abschluß hier jederseits durch jene Rinne (den zungenförmigen Fortsatz), eine Fortsetzung der Mittelleiste, die sich dicht an die Reuse anlegt, bewerkstelligt. Diese Art des Abschlusses scheint bei Malacostraken die allgemeine zu sein.

Die Bedeutung der skizzierten komplizierten Einrichtungen wird klar, wenn man den Mageninhalt von Krebsen untersucht, die mit Fischen gefüttert worden sind. Dann finden sich unzählige Skelettreste im Magen: Scharfspitzige, feine Knochenstückchen, Splitter harter Schuppen, all das nicht entkalkt. Schuppensplitter konnte ich noch in der Presse nachweisen. Solch ein Splitter würde in der Mitteldarmdrüse Verletzungen verursachen, die nach meiner Erfahrung den baldigsten Tod des Tieres zur Folge haben würden [1]).

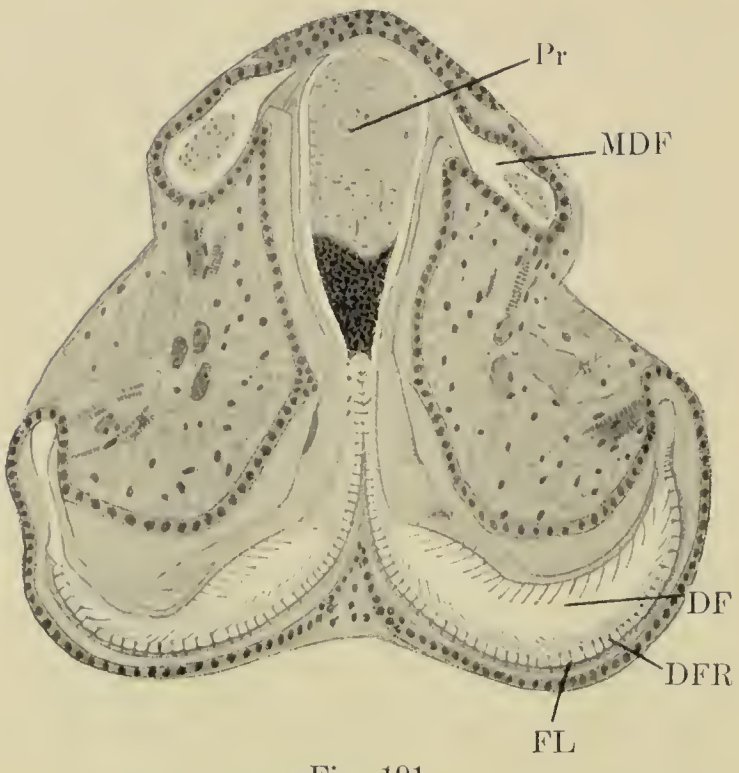


Fig. 191.

Querschnitt durch den Pylorusteil des Magens. MDF Mitteldarmfilter, DF Drüsenfilter, FL Filterleisten, DFR Filterrinnen, Pr Presse (nach Jordan aus Biedermann).

3. Die Nahrung dringt in die Mitteldarmdrüse und wird daselbst absorbiert.

a) Entomostraken.

Inwieweit die Nahrung bei den Entomostraken in die verschiedenartigen Blindanhänge des Mitteldarms tritt, läßt sich allgemein noch nicht sagen. Bei Copepoden und Cladoceren (Fig. 193) handelt es sich meist um kurze Cöka, die vom Mitteldarm, und zwar in der Regel von seinem Beginne nach vorn verlaufen, paarig (Cladoceren — die sog. „Leberhörnchen", da sie vorn, dem Kopfe zu, als zwei gebogene Hörnchen dem Darme aufsitzen — viele Copepoden, z. B. bei Tumora und Calanella seitlich) oder unpaar (bei anderen Copepoden, als konisches Cökum, z. B. bei Centropages, Pseudocalanus u. a.) [2]). Immerhin finden sich aber auch schon bei Entomostraken recht ansehnliche Mitteldarmdrüsen, die weit komplizierter gestaltet sind, als jene „Leberhörnchen". So bei Argulus (Copepod), wo nach Leydig am „Magen" ein umfangreiches, paariges, seitliches System dendritisch verzweigter Schläuche sich findet. Bei Apus gibt der Magen jederseits etwa 6 seitliche Cöka ab, von denen jedes mit zahlreichen, büschelförmig vereinigten kleinen Drüsenschläuchen kommuniziert. Das ist eine ähnliche Anordnung

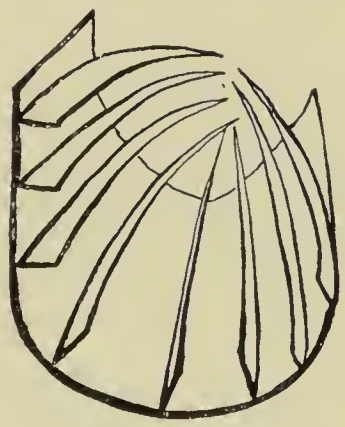


Fig. 192.

Schema des Verlaufes der Drüsenfilterrinnen beim Flußkrebs. Man sieht wie sie sich hinten abheben und einen Korb bilden. Hinter dem Korbe denke man sich die Drüsenvorkammer (nach Jordan).

[1]) Weitere Literatur zum Bau des Krebsmagens: Moequard, Ann. Sc. nat. Zool. (6), T. 16, 1883; Williams, Leonh., W. 37 Ann. Rep. Comm. Inland. Fish. Rhode Island 1907, p. 153.

[2]) Dakin, Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrograph. Bd. 1, 1908, S. 774.

wie wir sie durch Gruvel bei Cirripedien schon kennen lernten (siehe Sekretion): Neben dem angeblich rein sekretiven Pankreas beschrieben wir Magenaussackungen, in welche „Leberschläuche" münden. Haben wir es hier schon mit ganzen Drüsensystemen zu tun, so finden wir bei Ostracoden das andere Extrem der Entwicklung: längere Schläuche, dafür in geringerer Zahl.

Nur in wenig Fällen hören wir etwas vom Eintreten der Nahrung in diese Schläuche, meist ist das Verhalten nicht untersucht, in einigen Fällen wird das Eindringen von Nahrung durchaus in Abrede gestellt. Nie treten nach Nowikoff[1]) Nahrungspartikel in die Leberschläuche von Limnadia lenticularis (Phyllopod), Partikel, mit denen doch der ganze Mitteldarm erfüllt ist. Bei Cirripedien dringt nach Gruvel[2]) Chymus zwar noch in die Ausbuchtungen der Magenwand, in welche die „Lebercöka" münden, nicht aber in diese und auch nicht in das Pankreas.

Hingegen tritt in die „Leberhörnchen" der Daphnien die Nahrung ein und gelangt daselbst zur Resorption[3]), und Milne Edwards[4]) beobachtet das gleiche für die große Mitteldarmdrüse von Argulus, ohne freilich von Absorption zu sprechen, an der aber, wie Guieysse sagt, nicht zu zweifeln ist.

Daß im ganzen bei Entomostraken der Mitteldarmdrüse nicht die vorherrschende Rolle bei der Absorption zufällt wie bei den (höheren) Malacostraken, das ergibt sich schon aus der relativ beträchtlichen Länge des eigentlichen Mitteldarms, der in wenigen Fällen sogar ein bis zwei Schlingen

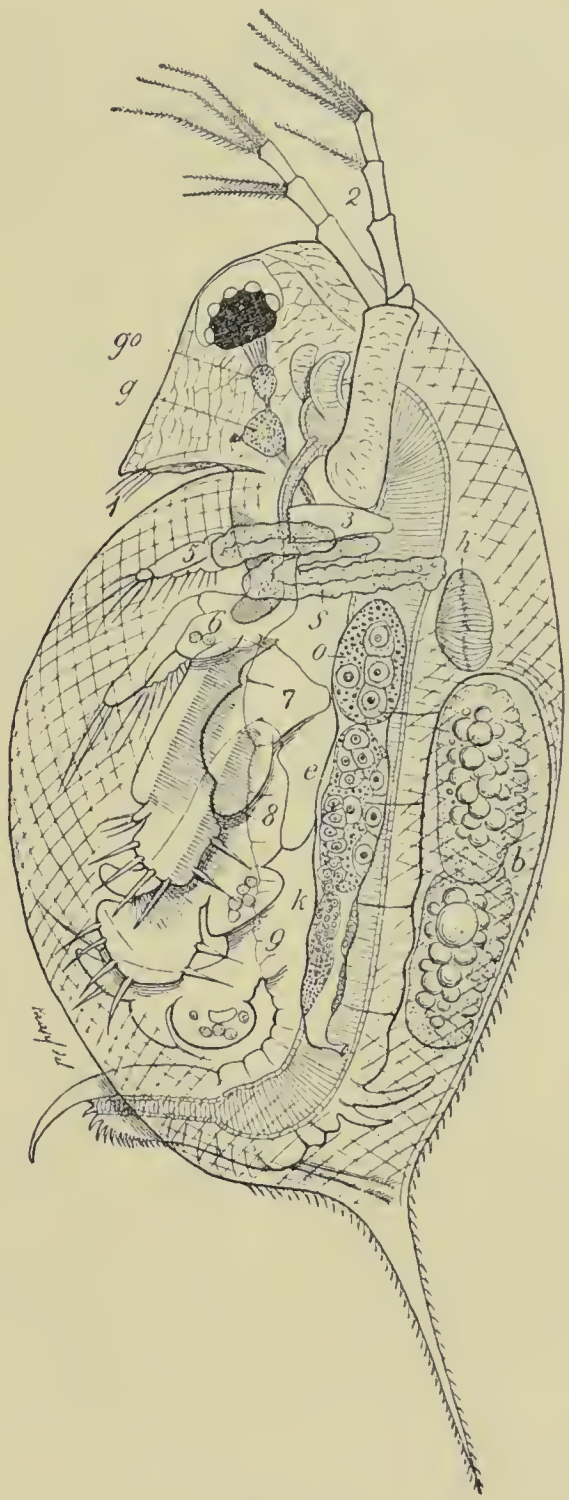


Fig. 193.

Daphnia pulex. Man erkennt den Darm mit den „Leberhörnchen" an der Querschraffierung (Ringelung). Die „Leberhörnchen" liegen oberhalb des oberen Schlundganglions g und des Ganglion opticum go, S Schalendrüse, h Herz, o Ovar, e Eianlagen, k Keimstätte, b Bruträum mit Embryonen, 1 vordere, 2 hintere (Ruder) Antenne, 3 Mandibel (die Maxille ist rudimentär und nicht sichtbar), 4—9 die 5 Beinpaare (nach Hertwig).

[1]) Nowikoff, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 78, 1905, S. 561.
[2]) Gruvel, Arch. Zool. expér. (3), T. 1, 1893, p. 401.
[3]) Hardy and Mc. Dougall, Proc. Cambridge phil. Soc. Vol. 8, 1893, p. 43. (nach Biedermann).
[4]) Milne-Edwards, Leçons sur la Physiologie (nach Guieysse).

bildet (gewisse Cladoceren, so Lynceus). Nach Dakin stehen bei Calanus finmarchicus Vorder-, Mittel- und Enddarm zueinander im Verhältnis von 2:12:0,8. Gruvel gibt für Balanus tintinabulum (Cirriped) folgende Zahlen: Ösophagus 1,4 mm, Magen (also ein Teil des physiologischen Mitteldarms) 5 mm, eigentlicher Mitteldarm 7,5 mm, Enddarm 5,25 mm.

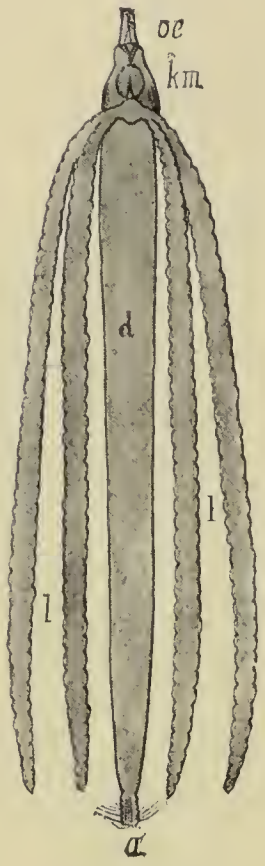


Fig. 194.

Darmkanal von Asellus aquaticus (n. O. Sars). oe Ösophagus, km Magen, d Mitteldarm, a Afterdarm (Mastdarm), l Mitteldarmdrüsenschläuche (aus Biedermann).

b) Die Mitteldarmdrüse und der Eintritt der Nahrung in sie bei den Malacostraken.

Ähnlich wie bei den Entomostraken wird bei den Malacostraken die Mitteldarmdrüse in vielen Fällen dargestellt durch einige wenige lange blinde Schläuche (Isopoden, Amphipoden), oder durch Systeme zahlreicher kleiner Cöka mit gemeinsamer Mündung in den Mitteldarm. Daneben kommen, etwa den Leberhörnchen der Cladoceren vergleichbar, dorsale, vorwiegend nach vorn gerichtete, kurze dicke Cöka vor, paarig oder unpaar [1]).

Die Mitteldarmdrüse der Isopoden z. B. besteht aus 2—3 Paar Blindschläuchen. Sind zwei Paar vorhanden, so vereinigen sich die beiden Schläuche gleicher Seite zu einem gemeinsamen queren Ausführgang, dessen Lumen sich in der Mündung mit demjenigen des Ganges der anderen Seite zu einem einheitlichen Raume vereinigt. Die Schläuche laufen nach hinten, ventral und seitlich vom Darm, derart, daß ihre blinden Enden bis nahe zum After sich erstrecken (Fig. 194) [2]).

Bei den Caprelliden sind nur zwei langgestreckte Schläuche vorhanden [3]), die in gleicher Weise angeordnet sind, wie bei Isopoden die beiden Paare. Jeder Schlauch aber setzt sich dicht an seiner Mündung, nach vorne noch in einen kleinen Blindschlauch fort (Mayer, Fauna und Flora). Als Gegenstück hierzu mag der Flußkrebs dienen, mit seiner massig entwickelten Mitteldarmdrüse,

[1]) Die Dorsalcöka werden bei den verschiedenen Decapoden von Michel Costes beschrieben (Vorl. Mitt. C. R. Soc. Biol. Paris, Tome 42, 1890, p. 557). Er unterscheidet Pyloruscöka (am Übergang vom Vorder- zum Mitteldarm), und Rektalcöka (am Übergang vom Mittel- zum Enddarm). Einer Reihe von Arten fehlt das Pyloruscökum (Palaemon vulgaris, Crangon cataphractus etc.). Andere haben wiederum ein sehr großes Pyloruscökum, so Eupagurus bernhardus, wo es bis zum Ösophagus reicht, dann sich nach hinten und unten krümmt und bis unter den Magen geht. Paarig tritt es auf bei Nebalia, Caprella, aber auch bei manchen Decapoden (Calianassa subterranea). Auch das Rektalcökum fehlt vielen Formen. Wo es vorkommt, kann es nach vorn (z. B. Eupagurus bernhardus) oder nach hinten (Homarus vulgaris) gerichtet sein.

[2]) Weber, Max, Arch. mikr. Anat. Bd. 17, 1880, S. 385.

[3]) Auch bei Crevettinen (Orchestia littorina) sind nur zwei lange Cöka vorhanden, während bei Phronima von einem Magen (wohl Mitteldarm) viele Divertikel ausgehen. Übrigens sollen noch bei Stomatopoden zwei lange Cöka, allerdings mit vielen verzweigten Aussackungen am Ende, vorhanden sein. (Guicysse, Arch. Anat. microsc. Paris, T. 9, 1907, p. 343.)

die aus einer ungeheuren Anzahl von kurzen, blind geschlossenen Röhrchen besteht, welche mit gemeinsamem, paarigen Ausführgang, wie dargestellt, in die Drüsenvorkammer münden. Jederseits kann man in der Masse der Röhrchen drei Gruppen oder „Lappen" unterscheiden, einen vorderen, einen seitlichen und einen hinteren, zu jedem führt ein besonderer Zweig des Hauptausführganges (Fig. 195)[1]).

Eintritt der Nahrung in die Mitteldarmdrüse[2]). Saint-Hilaire[3]) füttert Krebse mit Fleisch, das mit Carmin gefärbt wurde und findet später die Mitteldarmdrüse, durch den in sie eintretenden (flüssigen) Chymus gerötet. Er schließt, daß die Drüse „vielleicht" ein Resorptionsorgan sei. Cuénot[4]) (S. 260) bestätigt diese Angaben bei Astacus, Palaemon, Carcinus und Portunus durch gleiche Art der Fütterung wie Saint-Hilaire sie anwandte, oder durch Injektion von Farblösungen in den Magen: Die Farblösungen lassen sich einige Tage später in der Mitteldarmdrüse nachweisen, feste Partikel jedoch nicht. Ich[5]) konnte dann zeigen, daß auch feste Partikel, wenn sie fein genug sind, in die Mitteldarmdrüse eintreten und nicht nur — gleich Saint-Hilaires und Cuénots flüssigen Farben — die Drüse färben, sondern auch auf Schnitten, im Lumen ihrer Cöka, als feinste Körnchen nachzuweisen sind. In neuerer Zeit fand auch Guieysse[6]) bei Palämon, der eine Idothea gefressen hatte, Krystalle aus der Mitteldarmdrüse dieses Isopoden in der Mitteldarmdrüse

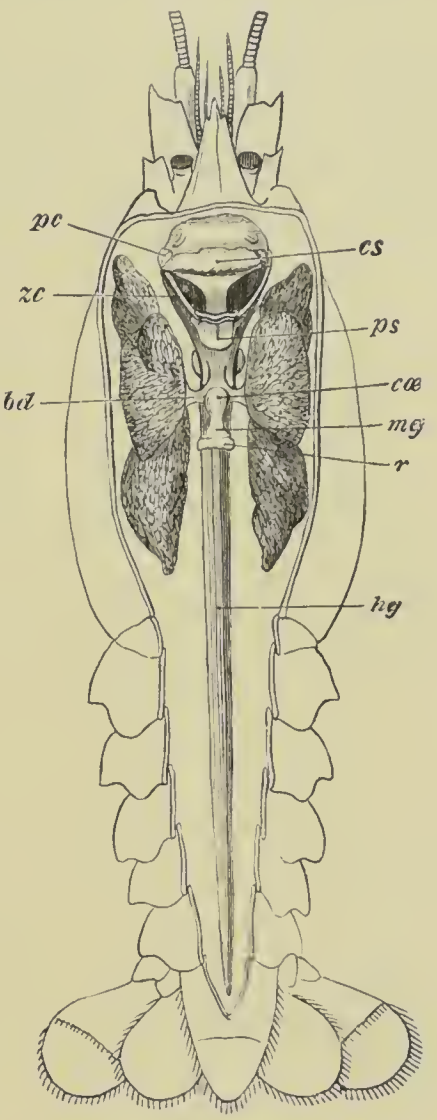


Fig. 195.

Astacus fluviatilis. Der Darmkanal und die Leber von oben gesehen (nat. Gr.), bd Ausführungsgang der Mitteldarmdrüse, coe Blinddarm, cs Cardiacalabschnitt des Magens, die Linie weist auf das Cardiacalstück (Cardiadach), hg Hinterdarm, mg Mitteldarm, ps Pyloricalabschnitt des Magens, die Linie weist auf das Pyloricalstück, Pylorusdach), r Wulst, der den Mitteldarm vom Hinterdarm trennt. Rechts und links vom Magen und Darm die Mitteldarmdrüse (nach Huxley).

[1]) Huxley, T. H., Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. Leipzig, F. A. Brockhaus, 1881.

[2]) Ältere Literatur: Rösel von Rosenhof, Insektenbelustigungen 1755, T. 3. Claus, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus und Apus. Kgl. Ges. Wiss. Göttingen, Bd. 18, 1873; Weber, Max, Arch. mikr. Anat. Bd. 17, 1880, S. 385; Frenzel, J., Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, S. 137 (gegen den Eintritt der Nahrung in die Drüse); Tursini, G. F., Rend. Acad. Sc. fis. mat. Napoli, Ann. 16, 1877, p. 95, (tritt für Absorption im Kaumagen ein, dessen Kutikulargebilde den Darmzotten vergleichbar seien!)

[3]) Saint-Hilaire, C. Bull. Acad. Belgique. Ann. 62, 1892, p. 506. Zool. Anz. Bd. 17, 1894, S. 349.

[4]) Cuénot, L., Arch. Biol. T. 13, 1895, p. 245.

[5]) Jordan, H., Arch. ges. Physiol. Bd. 101, 1904, S. 263.

[6]) Guieysse, Arch. Anat. microsc. Paris, T. 9, 1907, p. 475.

des Räubers [1]). Besser als Carmin, das zum größten Teil die Filterapparate nicht durchsetzt, kann Tusche zu den Versuchen dienen. Auch vereinzelte Stärkekörner ließen sich einige Zeit nach reichlicher Stärkefütterung in den Blindschläuchen vom Flußkrebs nachweisen.

Was hier für die angegebenen Arten gesagt wurde, dürfte (das lehrt ja schon der Bau der Filtereinrichtungen) für alle Malacostraken gelten. Experimentell orientiert sind wir hierüber allerdings so gut wie gar nicht. Nur Mc Murrich [3]) sah, daß bei Armadillidium (Oniscide = Landassel) verfütterte Cochenille nicht im Darm absorbiert werde, während die drei Paar Drüsencöka damit angefüllt waren.

G. Die Absorption.

1. Nachweis, daß die Mitteldarmdrüse das Hauptabsorptionsorgan ist. Welche Darmteile sind überhaupt zur Absorption befähigt?

Die anderen Wege, die zum Beweise unserer These offen stehen, daß nämlich die Nahrung normalerweise in die Mitteldarmdrüse eintritt, sind: Demonstration wirklicher Absorption und der Tatsache, daß abgesehen von der Mitteldarmdrüse und des, bei Astacus z. B. winzigen Mitteldarms, keine resorbierenden Organe vorhanden sind. Diesen letzteren Beweis zu erbringen hatte sich schon Saint-Hilaire bemüht; also zu zeigen, daß zunächst der Enddarm oder doch sein abdominaler Teil, der Resorption nicht fähig ist. Er band den Enddarm zwischen Thorax und Abdomen ab und führte per anum Pepton und Albumin in das abgebundene Darmstück ein. Nach 6—8 Stunden war nichts resorbiert. Ohne Kenntnis der Arbeit Saint-Hilaires habe ich analoge Versuche ausgeführt, denen, wie mir scheinen will, größere Beweiskraft zukommt: sie beziehen sich auf den ganzen Enddarm, weisen das Ausbleiben der Absorption quantitativ nach und erstrecken sich über viel größere Versuchszeit, was bei wirbellosen Tieren unbedingt notwendig ist: Der zuvor ausgewaschene Enddarm wurde (in situ, am lebenden Tiere) dicht hinter der Mündung der Mitteldarmdrüse abgebunden und aus einer Bürette mit einer bestimmten Menge Wittepeptonlösung bekannten Stickstoffgehaltes gefüllt; sodann wurde er am After gleichfalls zugebunden. Nach 24 Stunden war in dem Darminhalt mit Kjeldahl's Methode kein, die Fehlergrenzen übersteigender Verlust an Stickstoff nachzuweisen. Der Darminhalt hatte sein Aussehen nicht verändert. Ich habe dann den Krebsen Eisenlösungen verfüttert und konnte später Eisen mikrochemisch in der Mitteldarmdrüse, nicht aber im Enddarm nachweisen. Cuénot vermißte jegliche Fettabsorption in Enddarm und Magen [3]).

Trotz des Ausbleibens einer Eisenabsorption im Mitteldarm und dessen dorsalen Blindanhängen ist am resorptiven Vermögen dieser

[1]) Vor mir hat Bog. Dohrn — gleich mir, auf Veranlassung Biedermanns — das Eintreten von Carminkörnchen in die Mitteldarmdrüse von Langusten nachgewiesen. Ich habe Schnitte durch die Drüse gemacht und das Carmin gesehen.

[2]) Mc. Murrich, J. Plaifair, Journ. Morphol. Vol. 14, 1897, p. 83.

[3]) Daß der Magen auch andere Substanzen (Albuminoide) nicht resorbiert, zeigt folgender Versuch: Ich wollte die Vorherrschaft der Mitteldarmdrüse dadurch beweisen, daß ich Krebsen die Ausführgänge der Mitteldarmdrüse abband, dann bestimmte Mengen Wittepepton in den Magen (aus der Bürette) einspritzte, um mich quantitativ von nicht stattgehabter Resorption zu überzeugen. Der Versuch ließ sich nicht ausführen: nach drei Tagen aber war der Magen noch durchaus voll (längere Zeit überlebte kein Tier).

Organe nicht zu zweifeln. Hierfür spricht das Vorhandensein eines speziell für diese Organe bestimmten Filterapparates, und außerdem hat Cuénot[1]) (S. 262) in ihnen Absorption, und zwar speziell die Absorption von Fett nachgewiesen: Jede Zelle von Mitteldarm und Cökum enthielt diese Substanz, nach ihrer Verfütterung (Nachweis mit Osmium bei Astacus, Carcinus, Portunus, Cancer, Pisa, Eupagurus und Palämon). Auch das „Rektalcökum" von Portunus puber (sowie dessen Pylorikalcökum) nimmt Fett auf. Auch ich konnte mich von der Fettabsorption im Mitteldarm von Astacus überzeugen. So ist es nicht auszuschließen, daß der Mitteldarm mit seinen Dorsalanhängen für die Fettresorption spezialisiert ist; die Resorption wasserlöslicher Substanzen ist bislang daselbst noch nicht nachgewiesen. (Man denke auch an Mc Murrichs negative Befunde nach Fütterung von Cochenillelösung bei Armadillidium.)

Bei alledem ist die Rolle der Mitteldarmabsorption bei den Malacostraken insgesamt nicht allzu niedrig zu bewerten. Gewiß gibt es Formen, bei denen dieses Organ nur eine minimale Ausdehnung besitzt. (Astacus, Maja, wo die Länge des Mitteldarmes seinen Durchmesser nach Frenzel nur ein wenig übertrifft, Galathea, wo nicht nur die Dorsalanhänge durchaus fehlen, sondern der Mitteldarm nur $^1/_{20}$ der Gesamtdarmlänge ausmacht, Cuénot, S. 264). Hingegen beträgt bei manchen Brachyuren der Mitteldarm $^1/_5$, bei Paguriden $^2/_3$ des eigentlichen Darmrohres, auch sind hier ja lange Dorsalcöka entwickelt[2]) (Frenzel, Arch. mikr. Anat. Bd. 25, S. 144).

2. Positiver Nachweis der Resorption in der Mitteldarmdrüse.

Obwohl nach allem, was wir hörten, an einer absorptiven Funktion der Mitteldarmdrüse nicht mehr zu zweifeln ist (Eintritt der Nahrung in die Drüse, komplizierte Einrichtungen dies zu ermöglichen, Fehlen ausgedehnter resorbierender Oberfläche außerhalb der Mitteldarmdrüse), so konnte doch der Nachweis der Absorption in der Drüse auch auf direktem Wege erbracht werden. Mit Bestimmtheit für Eisen, mit Wahrscheinlichkeit für Fett. Verfüttertes Eisen wurde von mir, später von Höber in den Zellen der Drüse gefunden. Mit Fett gefütterte Krebse enthalten in ihnen stets viel mehr Fett (mikrochemisch) als solche, die 3 Wochen lang gehungert hatten. Daß die Zusammensetzung des, in der Mitteldarmdrüse von Birgus latro vorgefundenen Fettes analog ist derjenigen des Kokosnußfettes[3]), kann gleichfalls als Argument dafür angesehen werden, daß das Fett der Drüse unmittelbar aus der Nahrung stammt, die Drüse also absorbiert[4]).

3. Die histologischen Vorgänge bei der Absorption.

a) Der Flußkrebs[5]). Wir erinnern uns, daß die reifen Zellen der Mitteldarmdrüse aus „Anfangszellen" sich bilden, welche sich im Mitteldarm nebst Cökum, im Ausführgang der Mitteldarmdrüse, sowie im blinden Ende der Drüsenschläuche, stets in undifferenziertem Zu-

[1]) Cuénot, L., Arch. Biol. T. 13, 1895, p. 245.

[2]) Für Eupagurus siehe (Costes, C. R. Soc. Biol. T. 42, 1890, p. 557) Fußnote 1, S. 426.

[3]) Daß Birgus latro von Kokosnüssen lebt, erwähnten wir.

[4]) Gérard nach v. Fürth.

[5]) v. Apáthy, St. und Béla Farkas, Museumi Füz. Kolozsvár. Naturw. Museumsh. Klausenburg, Bd. 1, 1908, S. 117.

stand finden. Aus ihnen entwickeln sich, im mittleren Teil der Drüsenschläuche, einmal die Sekretzellen (Fibrillen- und Blasenzellen), dann ein, der Absorption dienender Zelltyp, die Alveolenzellen. Diese Zellen sind längst bekannt, sie fielen durch den Gehalt an Fett auf, das man für ein lipoides Exkret hielt, während es tatsächlich, wie ich wahrscheinlich machen konnte, sich um absorbiertes Fett handelt (Zunahme der Fettmengen in den Zellen nach Fütterung eines Gemisches von Milchrahm und Mehl 3—5 Tage lang. Vergleichung mit Hungertieren, bei denen sich sehr wenig Fett zeigt. Osmiumsäureschwärzung[1]). In Wirklichkeit ist die Alveolenzelle nicht eigentlich ein Differenzierungsprodukt der Anfangszelle, sie ist lediglich eine Anfangszelle, nach Aufnahme von absorbierten Stoffen (Fett, das gelöst „Alveolen" übrig läßt). Alle Anfangszellen können nach v. Apáthy und Farkas absorbieren. So kann es uns nicht wundern, daß neben „Anfangszellen" auch im Mitteldarm Alveolenzellen vorkommen: Wir hörten ja, daß nach reichlicher Fettfütterung, alle Zellen des Mitteldarms Fett aufgenommen haben (Cuénot).

Die Tatsache, daß die „Alveolenzellen" es sind, welche resorbieren, habe ich mit Eisenfütterungen erwiesen (meine Untersuchungen beziehen sich nur auf die mittleren Schlauchteile, soweit die Drüse in Frage kommt. Die Zellen des Mitteldarms nebst Cökum nehmen Eisen nicht auf). Füttert man Krebse 4—5 Tage lang mit Lösungen von Ferrum oxydatum saccharatum, so lassen sich nach Behandlung mit gelbem Blutlaugensalz und Salzsäure in den Alveolenzellen, und nur in ihnen, schöne große, blaue „Vakuolen" (Alveolenfüllung) nachweisen. Zum gleichen Resultate kam später Höber[2]) (S. 339).

Der Stäbchensaum. Die in Frage stehenden Zellen hat schon Frenzel als große langgestreckte Zylinderzellen beschrieben, die an ihrem freien Ende einen Bürstenbesatz tragen. In Wirklichkeit handelt es sich nach v. Apáthy und Farkas um einen Stäbchensaum, wie er in Darmepithelien so häufig vorkommt (Absorptionszellen), und sich hier bei allen beschriebenen, so sezernierenden als absorbierenden, Zellelementen findet. Alle vier Zellarten sind mit einer Cuticula bedeckt. Unmittelbar unter der Cuticula kommt bei allen ein wohlentwickelter, ganz typischer Stäbchensaum von etwa $1\frac{1}{2}\ \mu$ Dicke, der durch seine Lage unter der Cuticula sich von sog. Bürstenbesätzen deutlich unterscheidet. Unter ihm ist keine weitere Membran, sondern nur eine stark färbbare, fast homogene Schicht des Zellkörpers, die in die alveoläre Struktur übergeht. Diese Oberflächenschicht wird von Fibrillen durchsetzt, die von der freien Zelloberfläche sich mehr oder weniger weit dem Kern zu erstrecken.

v. Apáthy und Farkas (sowie bei anderen Tieren andere Autoren[3]) fassen Stäbchensaum und Fibrillen („Resorptionsfibrillen") als den eigentlichen Resorptionsapparat auf. Danach wären alle Zellen der Mitteldarmdrüse (und des Mitteldarms) ursprünglich Resorptionszellen; von

[1]) Jordan, Arch. ges. Physiol. Bd. 101, 1904, S. 263 (S. 294). Ältere Literatur: Meckel, Müllers Arch. 1846; Frey und Leuckart Lehrbuch d. Anatomie wirbelloser Tiere 1847; Lereboullet, Mémoire sur la structure intime du foie, Paris 1853; Weber, Max, Arch. mikr. Anat. Bd. 17, 1880, S. 385. (er nennt die Elemente „Leberzellen"; vgl. Gastropoden); Frenzel, J., Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, S. 137, Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 5, 1884, S. 63. (Nachweis, daß es sich um Fett handelt.)

[2]) Höber, R., Festschr. J. Rosenthal, Leipzig, Thieme, 1906, S. 335.

[3]) Siehe z. B. Regenwürmer (Joseph) und Insekten (Adlerz und andere).

diesen differenziert sich ein Teil zu Drüsenzellen und soll nach v. Apáthy und Farkas erst bei voller Reife die Fähigkeit zur Resorption verlieren. Physiologische Argumente zugunsten dieser Anschauung werden aber nur für die Anfangszellen erbracht, die gleich den Alveolenzellen Fett enthalten sollen. Ich kann nur sagen, daß ich nach Eisenfütterung niemals Resorption in den mehr oder weniger reifen Blasenzellen nachweisen konnte.

Die Vorgänge der Absorption. Nur für das Fett besitzen wir einige wenige Daten bezüglich der Art der Absorption. Auch bei den Krebsen ist es nicht möglich, den Weg, den das Fett in der Zelle, von seinem Eintritte an nimmt, zu verfolgen: Niemals sieht man Fett unmittelbar unter dem freien Zellende (Cuénot, Arch. Biol. T. 13, 1895. p. 262; Jordan, S. 294. Nach Cuénot soll es auch in den extrem basalen Partien der Zelle fehlen). Meine Versuche, die Aufnahme gefärbten Fettes (Alcana) zu beobachten, schlugen fehl. Wir schließen mit einiger Wahrscheinlichkeit, daß das Fett in chemisch veränderter Form resorbiert und erst im Innern der Zelle wieder zu Neutralfett umgesetzt wird. —

b) Die Histologie der Absorption bei niederen Crustaceen.

Dakin[1]) fand bei Calanus finmarchicus (Copepod) im vorderen Drittel des Mitteldarms Sekretzellen mit Vakuolen, wie wir hörten. Als Elemente des übrigen Mitteldarms beschrieb er „kompakte Zellen", die nach Guieysse[2]) auch zwischen den Sekretzellen des vorderen Drittels vorkommen. Sie dürften die Absorption besorgen. Sie haben, soviel ich sehe, vornehmlich im hinteren, nicht sezernierenden Teil des Mitteldarms (Magens), deutlichen Stäbchensaum und Längsstreifen. Hardy und Mc Dougall sahen bei Daphnien zwar Fettabsorption nur im vorderen Drittel des Mitteldarms, doch müssen wir annehmen, daß bei den Cladoceren wie bei den Copepoden (etc.) der Mitteldarm in seiner ganzen Länge der Absorption fähig, mit Absorptionszellen besetzt ist.

Bei Limnadia lenticularis (Phyllopod) findet Nowikoff[3]) in Mitteldarm und Drüse neben den oben erwähnten drüsigen Zellen „gewöhnliche Epithelzellen"; und wenn er auch das Eintreten der Nahrung in die Drüse leugnet, so möchten wir doch im Hinblick auf immerhin mögliche Drüsenabsorption, auf diese „gewöhnlichen Zellen" als wahrscheinlich absorptive Elemente hinweisen.

Isopoden. Die Isopoden scheinen physiologisch-histologisch manche interessanten Besonderheiten aufzuweisen. Leider sind auch über sie die Angaben sehr lückenhaft. Wir erinnern daran, daß Mc Murrich zur Überzeugung kam, daß die Absorption bei Armadillidium nur in der Mitteldarmdrüse stattfinde, nicht aber im Mitteldarm. Murlin[4]) hinwiederum, dem wir einige physiologisch-histologische Angaben über die Verdauungsorgane der Landasseln verdanken, berücksichtigt die Drüsenabsorption gar nicht. Der Mitteldarm der Isopoden zeichnet sich dadurch aus, daß sein Epithel durch ein sog. „Syncytium"[5]) gebildet wird. Durch Mazeration konnte Huet, (S. 291) dieses Epithel nicht in Einzelzellen zerlegen und Murlin fand, daß das Plasma dieses Syncytiums

[1]) Dakin, Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrograph. Bd. 1, 1908. S. 735.
[2]) Guieysse, Arch. Anat. microsc. Paris, T. 9, 1907. p. 353.
[3]) Nowikoff, Mich., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 78. 1905. S. 561.
[4]) Murlin, John Raymond, Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 54, 1902/03, p. 284.
[5]) Huet, L., Journ. Anat. Physiol. Paris Ann. 19, p. 241.

ein zusammenhängendes Ganze bildet. Die ursprünglichen großen Einzelzellen lassen sich vornehmlich nur durch ihre Kerne voneinander unterscheiden. Sie sind alveolär. Murlin gibt an, bewiesen zu haben, daß verfüttertes Fleisch als Albumosen[1]) von diesem Syncytium resorbiert wird und daß diese Albumosen durch ein endozelluläres Ferment (dessen Vorstufe, als Granula schon vor der Absorption in den Zellen zu erkennen ist) im Syncytium erst weiter verdaut werden. Verfütterte Stärke wird als Dextrose aufgenommen. Fett läßt sich nach 8 Stunden im Syncytium in Tropfenform erkennen, es wandert (gleich den Albumosen) meist der Zellbasis zu, wo es nach 12 Stunden nachzuweisen ist. In den Poren der Zellcuticula sowie in der Zellfront ist auch hier von Fett nichts zu sehen. In einiger Entfernung von der Front erst, bilden sich die Tröpfchen, die, je mehr sie der Basis zuwandern, größer werden.

Im Mitteldarm der Asseln findet sich eine Art Typhlosolis[2]), deren Elemente gleichfalls absorbieren.

Über die Absorption in der Mitteldarmdrüse ist nichts bekannt, außer dem mitgeteilten Versuche Mc Murrichs. Wir erwähnten schon, daß die Annahme Webers, daß in der Drüse, neben Sekretzellen, fetthaltige Elemente besonderer Art vorkommen, die man als Absorptionszellen auffassen könne, zahlreichen Widerspruch erweckte; Frenzel und andere vertraten die Ansicht, die „Fettzellen" (Leberzellen) seien nichts als reife Fermentzellen. Die Zukunft wird entscheiden müssen, wer Recht hat. Die Tatsache aber, daß in gewissen Elementen sich Fett findet, verbunden mit Mc Murrichs Erfahrung mit verfütterter Cochenille geben uns ein Recht, in diesen Elementen Absorptionszellen zu vermuten, mögen sie nun genetisch mit den Fermentzellen irgendwie in Beziehung stehen, oder nicht.

4. Die Muskulatur und die Bewegungen der Mitteldarmdrüse (Fig. 196).

In die Mitteldarmdrüse muß die Nahrung hineingetrieben werden. Aus ihr heraus muß der Verdauungssaft in den Magen, die nicht absorbierbaren Teile der Nahrung in den (Mittel- und) Enddarm gelangen. Das Eindringen kann vielleicht auf Rechnung der Vorderdarmmuskulatur gesetzt werden, der Austritt aber ist das Werk der Eigenmuskulatur der Drüse. Diese wird von zahlreichen Autoren nicht als kontinuierliche Muskellage, sondern als zierliches Netz von Ring- und Längsmuskelfasern mit zahlreichen Anastomosen beschrieben. So bei Onisciden von Max Weber (Arch. mikr. Anat. Bd. 17, auf S. 395). Bei Amphipoden und schließlich bei Decapoden sind die Verhältnisse im Prinzip die gleichen wie bei Isopoden. Nur nehmen die Längsfasern an Zahl zu, so daß engmaschigere Netze gebildet werden[3]).

Guieysse (Arch. Anat. micr. Paris T. 9, 1907, auf p. 361) beobachtet die Peristaltik der Mitteldarmdrüse (Seekrebse).

[1]) Als Granula erkannt, die nach Fixierung mit Osmiumsäure, Essigsäure und Hermanns Lösung nicht, dagegen nach Fixierung mit Alkohol und Pikrinsäure wohl in Wasser sich lösen. Gleiche Granula sind im Darm zu sehen. Nach A. Fischer Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899.

[2]) Die Rinne, welche die Typhlosolis mit der Darmwand bildet, soll dazu dienen, das Sekret der Drüsensehläuche, unbehindert durch festen Darminhalt, auch den weiter nach hinten gelegenen Teilen des Mitteldarmes zuzuführen.

[3]) Siehe auch v. Apáthy und Farkas, Naturwiss. Museumsh. Klausenburg, Bd. 1, 1908, S. 124. (Die Längsstämme sind Seitenäste der Ringmuskeln).

5. Drüsenkot, Darmkot[1]).

Untersucht man den Boden eines Aquariums, in dem man Krebse hält, so findet man zahlreiche dünne, bräunliche Fäden. Es sind die Substanzen, welche die Mitteldarmdrüse ausgestoßen hat, und die nun in genannter Form, von einer Schleimhülle[2]) umgeben, abgesetzt werden. Sie konnten nicht, gleich dem Drüsensekret, in den Magen gelangen, da der Filterkorb, der sich zwischen Pylorus und Drüsenvorkammer ausspannt, ihnen den Durchtritt verwehrt. Für sie blieb nur der Spalt, der in den Mitteldarm führt. Hat man einen Flußkrebs reichlich mit Carminpulveraufschwemmungen gefüttert (Einspritzung in den Magen), so findet man stets zweierlei Kot im Aquarium, beide fast ausschließlich aus Carminkörnchen bestehend, intensiv rot, beide durch Schleim zu einem Faden verbunden. Nur mit dem Unterschiede, daß die eine Art, unsere dünnen Fäden (Drüsenkot), einen Durchmesser von 0,2—0,35 mm haben, während wir neben ihnen Fäden von etwa 1,5 mm Durchmesser finden. Letztere, eher Stäbe zu nennen, stellen den Darmkot dar, und dem Darmkaliber entspricht ihre Dicke: Alles, was nicht die Filterapparate hat durchsetzen können (vielleicht auch das Filtrat des Mitteldarmfilters, soweit es im Mitteldarm nicht absorbiert wurde), bildet diese Stäbe.

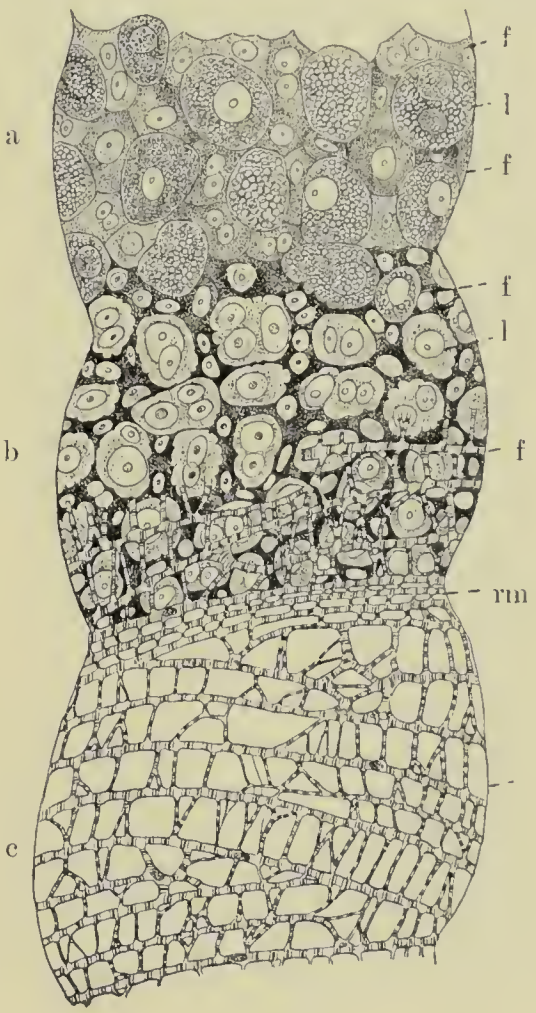


Fig. 196.
Porcellio scaber. Mittlere Partie eines Mitteldarmdrüsenschlauches. a frisch, b nach Osmiumbehandlung, c Anordnung der Muskeln, rm Ringmuskeln, f Fermentzellen (?), l Resorptionszellen (?) (nach M. Weber, aus Biedermann).

H. Der Enddarm.

Der Enddarm, der bei einigen Copepoden vollkommen fehlt[3]), läuft in der Regel als einfaches chitinisiertes Rohr vom Ende des Mitteldarms bis zum letzten (abdominalen) Körpersegment (Telson).

Daß dem Enddarm vom Flußkrebs, auf seiner ganzen Länge eine absorptive Funktion nicht zukommt, hörten wir schon. Das scheint nach Guieysse[4]) auch für niedere Krebse, speziell niedere Malacostraken

[1]) Jordan, Arch. ges. Physiol. Bd. 101, 1904, S. 263.

[2]) Cuénot, Arch. Biol. T. 13, 1895, p. 265. Er nennt die Schleimhülle „peritrophische Membran“ (siehe vor allem die Insekten).

[3]) Neben Schmarotzern auch freilebende: so Monstrilla, welcher der Darm gänzlich fehlen soll und Haloptilus longicornis, mit an der hinteren Grenze des Kopfes blind geschlossenem Darm.

[4]) Guieysse, Arch. Anat. microsc. T. 9, 1907, p. 343.

zu gelten: Der Enddarm sei lediglich ein Abfuhrrohr. Das ist bei der beträchtlichen Länge des in Frage stehenden Darmteiles (der bei vielen Malacostraken alle anderen an Länge weit übertrifft) immerhin bemerkenswert.

So bleiben für den Enddarm nur zwei Funktionen: 1. Durch seine starke Muskulatur und die durch sie bedingte, leicht zu beobachtende Peristaltik, den Kot zum After zu treiben; 2. eine Substanz zu sezernieren, die schleimartig die Kotzylinder und Fäden umgibt, zusammenhält und ihre Bewegung durch den Darm erleichtert.

Drüsen, die als Bildner dieses Schleimes in Betracht kommen können, sind von mehreren Autoren beschrieben worden[1]). Nach v. Apáthy und Farkas finden sich solche Drüsen beim Flußkrebs im größten Teile des Enddarms; sie fehlen nur in seinem Endabschnitt. Es sind kompliziert gebaute tubulöse Drüsen; in den sie bildenden Drüsenzellen finden sich Sekretgranula, die sich Farbstoffen gegenüber, wie Vorstufen der Schleimbildung verhalten, ohne daß jedoch die Zellen sich bekannten Schleimzellen vollkommen analog verhielten. An die Möglichkeit, daß sie die Schleimmembran um den Kot bilden, ist recht wohl zu denken, obwohl Cuénot glaubt, hierfür nur Drüsenzellen verantwortlich machen zu sollen, die sich auf einem Wulste zu Beginn des Enddarms finden[2]).

Sehr eigenartig ist nach v. Apáthy und Farkas der Mechanismus der Sekretausfuhr bei den Enddarmdrüsen. Die Drüsenzellen stehen nämlich mit dem eigentlichen Ausführgang nicht in unmittelbarem Zusammenhang. Zwischen beide Teile schieben sich Ausführzellen ein, Gebilde von der Gestalt einer Amöbe mit zahlreichen (unbeweglichen) Pseudopodien, die von zahlreichen Drüsenzellen umgeben, sich mit ihnen zu einem Syncytium vereinigen (die Plasmen gehen ineinander über). In den Ausführzellen lassen sich dünne Gänge nachweisen, welche auf der einen Seite mit dem Hauptausführgange der Drüse kommunizieren, auf der anderen Seite aber sich zu einem verzweigten Kanalsystem in die Drüsenzellen fortsetzen; die deutliche Wand dieser Kanälchen geht schließlich in die Wand der Plasmaalveolen der Drüsenzellen über. All das sind endozelluläre Bildungen.

Ein analoger Ausführungsapparat findet sich bei den Speicheldrüsen.

J. Weiteres Schicksal der Nahrung, soweit sie nicht unmittelbar als Reservestoffe gespeichert wird.

v. Apáthy und Farkas (Nat. Museumsh. Kolozsvár Bd. 1, 1908) machen darauf aufmerksam, „daß das lose Bindegewebe, in welches die Mitteldarmdrüse eingebettet ist, und welches auch jeden Drüsen-

[1]) Vitzou, Alex. Nic., Arch. Zool. expér. T. 10, 1882, p. 450; Frenzel, J., Arch. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, S. 137; Wallengren, St., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 70, 1901, S. 321; Costes, Michel, C. R. Soc. Biol. Paris, T. 42, 1890, p. 557; v. Apáthy St. und Béla Farkas, Nat. Museumsh. Klausenburg, Bd. 1, 1908, S. 117.

[2]) Erwähnt sei, daß die Reaktionen des Sekrets der Enddarmdrüsenzellen nach v. Apáthy und Farkas seine Natur nicht völlig sicher stellen; nicht alle Farbstoffe geben befriedigendes Resultat, auch waren die Ausführgänge stets sekretleer: Schleim im physiol.-chemischen Sinne des Wortes würde durch die histologischen Reagentien nicht aufgelöst worden sein. Allein es fehlen ja auch alle Untersuchungen über die chemische Beschaffenheit der Kothülle.

schlauch einzeln umhüllt, einen besonderen Reichtum an Blutgefäßen, an Lymphspalten und verschieden beschaffenen Leukocyten aufweist" (Flußkrebs). Es ist wahrscheinlich, daß diese Gefäßversorgung mit der Aufnahme der Absorpta ins Blut etc. zu tun hat.

Was speziell die Wanderzellen anbetrifft, so will ihnen Gruvel[1]) bei den Cirripedien die Hauptrolle bei der Absorption zuerkennen. Er füttert Lepas anatifera mit Öl und Carmin und findet von der fünften Stunde nach dem Versuche an, Fett und Carminkörner in den Leukocyten (S. 555). Und bei Daphnia wies Hardy[2]) in ganz ähnlicher Weise das Auftreten von Fett und Carminkörnern, 10—12 Stunden nach ihrer Verfütterung in den Blutkörperchen nach, nachdem das Fett sich schon vorher in den Darmzellen angehäuft hatte.

Bei Malacostraken scheinen aber die Leukocyten diese Rolle bei der Ernährung nicht mehr zu spielen. Niemals gelang es Cuénot[3]) beim Flußkrebs, den Wiederaustritt von Fett aus den Zellen des Mitteldarmes zu beobachten. Bei einer Beschreibung der mit Osmium behandelten Amöbocyten beim Flußkrebs erwähnt er normales Vorkommen von Fett gar nicht. Die Amöbocyten scheinen vielmehr Fremdkörper, die man in die Leibeshöhle spritzt, phagocytär in sich aufzunehmen, wenn es sich um Eiweiß handelt, sie zu verdauen, injizierte Stärke und Fett aber unverändert zu lassen. Das normal absorbierte Fett der Mitteldarmzellen jedoch (meint Cuénot) verlasse die Zelle nach vorhergegangener neuerlicher (endozellulärer) Spaltung, um in gespaltenen Zustand, also nicht nachweisbar, ins Blut zu treten (nach etwa 4 Tagen verschwindet das Fett aus den Mitteldarmzellen). Es setzt sich anderswo fest.

Murlin[4]) findet bei Isopoden noch 115 Stunden nach der Fettfütterung keinen Durchtritt des Fettes durch die Zellbasis. Nach Ablauf dieser Zeit läßt sich Fett allerdings im Blutkoagulum und weiterhin in den Leukocyten nachweisen. Die Rolle, welche die Leukocyten bei diesen Vorgängen spielen, ob sie überhaupt sich am Fetttransport beteiligen, ist Murlin nicht bekannt. Die aufgenommenen Eiweißstoffe lassen sich in der oben beschriebenen Form, als (gefällte) Granula im Blute, das den Darm umgibt, niemals nachweisen. Es dürfte also auch das Eiweiß weiterer Spaltung vor dem Transport unterliegen.

K. Weitere Funktionen der Mitteldarmdrüse.

1. Exkretion? Daß mit Absorption und Sekretion die Leistungen der Mitteldarmdrüse wahrscheinlich nicht erschöpft sind, läßt sich aus den Erscheinungen schließen, die de Lacaze-Duthiers[5]) an Laura gerardiae feststellte. Dieser Parasit verschafft sich, wie wir hörten, seine Nahrung durch Ausläufer des Blutgefäßsystems. Sein Mund ist außer Funktion; dagegen ist die Mitteldarmdrüse wohl entwickelt, umsponnen von Ästen der ernährenden Blutgefäße. Auch in dieser Mitteldarmdrüse finden sich Zellen, die mit stark lichtbrechenden, gelben

[1]) Gruvel, Arch. Zool. expér. (3), T. 1, 1893, p. 401.
[2]) Hardy, W. B., Journ. Physiol. London, Vol. 13, 1892, p. 165.
[3]) Cuénot, L., Arch. Biol. T. 13, 1895, p. 263.
[4]) Murlin, Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 44, 1902/03, p. 327.
[5]) De Lacaze-Duthiers H., Arch. Zool. expér. T. 8, 1879/80, p. 337. Siehe die Biologie dieser Tiere im Abschnitte über parasitäre Krebse, S. 390.

Körnchen angefüllt sind. Im Darm aber, dem jede verdauende Tätigkeit abgeht, findet man eine breiartige gelbe Masse, offenbar das Sekret der Drüse. de Lacaze-Duthiers ist der Meinung, daß das Organ die Aufgabe habe, die in den Blutgefäßen enthaltene, dem Wirt entzogene Nahrung zu „reinigen", d. h. also als Exkretionsorgan zu dienen.

Ein ähnliches Argument zugunsten der Annahme von weiteren Funktionen der Mitteldarmdrüse liefern A. Dohrn[1]) und M. Weber[2]): Schon bei Embryonen von Isopoden führt die Muskulatur der Mitteldarmdrüse Bewegungen aus und treibt dadurch den Inhalt der Drüse in den Darm, und das zu einer Zeit, wo wiederum von einer Verdauung keine Rede sein kann. Ob es sich hier, und gar bei Krebsen mit normaler Verdauung, um echte Exkretion handelt, läßt sich heute noch nicht sagen. Ich habe im Abschnitte über Sekretion für den Flußkrebs dargetan, daß die Fermentzellen, ins Blut gespritztes Eisen und Farbstoffe bei der Sekretbildung mitreißen, und daß ein Teil dieser Stoffe zwar wieder zur Absorption gelangt, ein anderer Teil aber, mit dem Kote das Tier verläßt[3]). Diese Nebenerscheinung der Sekretion, körperfremden Stoffen gegenüber, könnte für normale Exkrete darum doch recht wohl zu einer Nebenfunktion werden, falls sich für ihre Ausscheidung eine Periodizität feststellen ließe, die das Erreichen des Enddarms begünstigte. Aus dieser Nebenfunktion könnte bei Laura gerardiae eine Hauptfunktion geworden sein.

2. „Fonction d'arrêt". Cuénot[4]) und Guieysse[5]) schreiben den Zellen der Mitteldarmdrüse noch eine weitere Schutzwirkung zu: Guieysse hält die großblasigen Zellen (Fermentzellen) für absorbierende Elemente, speziell für Stoffe, die einer weiteren Bearbeitung unterliegen müssen. Hernach sollen sie alles Schädliche ins Lumen als Exkret ausstoßen. Wir sahen, daß die Annahmen, auf denen diese Hypothese beruht, als widerlegt zu betrachten sind. Saint-Hilaire[6]) und Cuénot hatten schon früher von dem Vermögen der absorbierenden Zellen gesprochen, gewisse schädliche Substanzen nicht zu absorbieren, oder, absorbiert, sie zurückzuhalten, nicht dem Blute zu übergeben, sie hingegen auszustoßen. Beide Autoren injizierten vielerlei Farbstoffe (z. B. Indigo, Fuchsin, Echtrot, Methylgrün, Lackmus; Cuénot: Methylenblau) in den Magen der Krebse. Die meisten Farbstoffe gelangen gar nicht zur Absorption. Nur Methylenblau färbt leicht unsere Absorptionszellen, gelangt aber nicht ins Blut. Andere Farbstoffe (Bismarckbraun bei Astacus, Methylgrün bei Carcinus) werden hingegen gar nicht aufgehalten und gelangen ins Blut (auch Guieysse). Mit Höber[7]) glaube ich auch hier vor der Annahme spezifischer Zellfunktionen warnen zu müssen: eher handelt es sich um spezifische Eigenschaften der genannten Farbstoffe: Dieselben Zellen, die Eisen bereitwilligst aufnehmen, resorbieren keinerlei Kupfer. Dieses Metall aber ist nach H. Dohrn zu 0,03 % im Blut des Flußkrebses vertreten, Eisen nur zu 0,02%! Die „Fonction d'arrêt" würde sich gegen eine notwendige Substanz kehren. Das Zurückhalten

[1]) Dohrn, A., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 17.
[2]) Weber, Max, Arch. mikr. Anat. Bd. 17, 1880, S. 385.
[3]) Jordan, Arch. ges. Physiol. Bd. 105, 1905, S. 365.
[4]) Cuénot, Arch. Biol., T. 13, 1895.
[5]) Guieysse, Arch. Anat. microsc. T. 9, 1907.
[6]) Saint-Hilaire, Bull. Acad. Belgique, Ann. 62, 1892, p. 506.
[7]) Höber, R., Festschr. J. Rosenthal, Leipzig, G. Thieme, 1906, S. 335

der Absorpta während geraumer Zeit ist offenbar keine für nutzlose Stoffe bestimmte Ausnahme: Fett wird mindestens 4—5 Tage vollkommen zurückbehalten (Cuénot, Murlin): Wir wissen noch zu wenig über die Periodizität aller dieser Vorgänge, um aus obigen Angaben viel erschließen zu können, soviel aber steht fest, daß auch in diesen Absorptionszellen Nährsubstanzen derart für die Dauer zurückbehalten werden, daß die Mitteldarmdrüse als Speicher für Reservestoffe, ähnlich wie z. B. bei Schnecken, anzusehen ist, wie wir sogleich sehen:

3. Die Reservestoffe der Mitteldarmdrüse, Reserven im allgemeinen. Wie die meisten Wirbellosen, so sind auch die Krebse zu langem Hungern fähig. Einen Flußkrebs, dem ich am 7. Mai das rechte Cerebropedalkonnektiv durchschnitten hatte, und der — da er gar keine Nahrung annahm — nicht gefüttert wurde, fand ich am 29. September in durchaus munterem Zustande, nach längerer Abwesenheit vor. Das Tier würde sicher noch einige Zeit gelebt haben, wenn ich es nicht zu besonderen Zwecken hätte töten müssen. Weitere Angaben über langes Hungern von Krebsen finden sich in der Literatur (Huxley, Der Krebs S. 32). So werden wir in den Tieren nach hinreichenden Stoffreserven zu suchen haben.

a) Fett. Alle Autoren, welche die Mitteldarmdrüsen von Krebsen untersucht haben, fanden Fett in den „Alveolenzellen" (Absorptionszellen). Nach 3 Wochen absoluten Hungerns war noch Fett vorhanden, wenn auch freilich bei weitem nicht soviel, als bei normaler Ernährung[1]). In der Regel dürfte es sich um absorbiertes Fett der Nahrung handeln. Ich erinnere an Birgus latro, dessen Fett der Mitteldarmdrüse derartige Übereinstimmung zeigt, mit dem Nahrungsfett (Kokosnuß), daß an einer unmittelbaren Abstammung jenes aus diesem nicht zu zweifeln ist[2]).

Nach C. Deflandre[3]) soll die Fettspeicherung auch beim Krebs (siehe Schnecken etc.) von den Geschlechtsperioden abhängig sein. Sie soll im April und Mai stattfinden; im Oktober aber und November schwindet das Fett (Verbrauch bei Bildung der Geschlechtsprodukte).

Fett in anderen Teilen des Körpers. Der Fettkörper. Bei Krebsen, zumal niederen Entomostraken, kommt ein Organ vor, das wir in seiner vollen Ausbildung erst bei den Insekten kennen lernen werden: weitmaschige bindegewebige Netze, die den Namen Fettkörper führen, obwohl sie keineswegs in allen Fällen fettreich sind. Oftmals mag es sich lediglich um Stränge handeln, die mesenteriumartig verschiedene Organe an der Leibeswand befestigen. Bei Cladoceren und Copepoden dürfte das Fettspeicherungsvermögen die Hauptfunktion solcher Stränge sein. Bei den Copepoden spannt sich der Fettkörper als bindegewebiges Netz zwischen den Organen aus: er schmiegt sich auch dem Magen an, dem er wohl unmittelbar absorbierte Nahrung entnimmt. Das gespeicherte Fett zeichnet sich oft durch lebhafte Färbung aus und verleiht den Copepoden jenes bunte Aussehen, über dessen Pracht die Tafeln in Giesbrechts Monographie der Copepoden[4]) Auskunft erteilen.

[1]) Jordan, Arch. ges. Physiol. Bd. 101, 1904, auf S. 294. Brunow (Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 12, 1911, S. 215) läßt bei Versuchen über Hungerstoffwechsel (siehe Bd. 2), Flußkrebse 140 Tage hungern.

[2]) Gérard, E., Journ. Pharm. Chim., T. 28, 1894, p. 443, nach v. Fürth. Siehe auch Rosenfeld, G., 79. Jahresber. schles. Ges. vaterl. Kultur 1901. Abt. 1, med. Sekt. S. 135.

[3]) Deflandre, C., Journ. Anat. Physiol. Paris, Ann. 40, 1904, p. 73 etc.

[4]) Fauna und Flora, Nr. 19, 1892.

Woltereck[1]) kann die, durch den Zustand des Fettkörpers bedingte Färbung von Cladoceren zur Beurteilung ihres Ernährungsgrades benutzen. Die Bedeutung des Fettkörpers als Reservestoffbehälter dürfte somit feststehen.

Daß auch bei höheren Krebsen Fett im Bindegewebe, das zwischen den Organen zerstreut sich findet, gespeichert wird, kann nicht bezweifelt werden. Cuénot[2]) unterscheidet in ihm außer gewöhnlichen Bindegewebszellen, noch Leydigsche und Eiweißzellen. Erstere werden wir, wie bei Schnecken, als Glykogenspeicher kennen lernen, letztere hat schon Haeckel[3]) als „Fettgewebe" beschrieben. Beide Zellarten finden sich nebeneinander, verschieden an Zahl. Die Fett- oder Eiweißzellen sind runde Gebilde mit 1—2 Kernen; sie enthalten beim Flußkrebs Körnchen und Kügelchen aus Eiweiß, mit Einschlüssen, die Cuénot glaubt als Fett ansehen zu dürfen. Bei Palinurus und Galathea squamifera aber findet sich außerhalb der beiden Reservezellarten viel Fett in Form farbloser Kügelchen im Bindegewebe, in derartiger Menge, daß man stellenweise von einem Fettkörper sprechen kann. Homarus vulgaris soll im ganzen 6,9% Fett enthalten[4]).

b) An Lipoiden wies Frenzel[5]) in der Mitteldarmdrüse verschiedener mariner Crustaceen, Cholesterinkrystalle nach (nach Moleschott mit H_2SO_4 identifiziert), die vor ihm Schlemm (Dissertation Berlin 1844) beim Flußkrebs schon gefunden hatte. Max Weber[6]) sah zuweilen Cholesterinkrystalle im Darminhalt von Isopoden.

c) Glykogen. Genauere Angaben über Glykogen bei Crustaceen verdanken wir Vitzou[7]) und Kirch[8]). Dieses Kohlehydrat findet sich hauptsächlich in der Mitteldarmdrüse, dann in den Leydigschen Bindegewebszellen unter dem chitinogenen Epithel (Hummer, Flußkrebs, Vitzou S. 449), ferner in Lymphe, Ovarien, Hoden, Muskeln grüner Drüse etc.. Kirch sah es nicht nur im Bindegewebe, sondern auch im chitinogenen Gewebe selbst. Kirch gibt folgende Verhältniszahlen: Mitteldarmdrüse von Astacus 0,275—0,485%, Muskeln 0,052—0,143% (nach Fleischfütterung. Die geringste Menge fand sich nach Mohrrübenfütterung).

Das Glykogen tritt in den Organen in Abhängigkeit von ihrer Aktivität auf. So fand Kirch Glykogen im Hoden nur einmal „zu der Zeit, wo die Neubildung der Samenelemente beginnt, nämlich bei der Häutung". Überhaupt scheint die Epoche der hauptsächlichsten Glykogenablagerung in den Organen (abgesehen von der Mitteldarmdrüse), mit der Häutungsperiode zusammenzufallen. Das sah schon Claude

[1]) Woltereck, Internat. Revue Hydrobiol. Hydrograph. Bd. 1, 1908, p. 873.
[2]) Cuénot, Arch. Biol. T. 13, 1895, p. 270.
[3]) Haeckel, Ernst, Müllers Arch. 1857, S. 469.
[4]) Rosenfeld, Georg 79. Jahresber. schles. Ges. vaterl. Kultur 1901, Abt. 1, med. Sekt. S. 135.. Nach Brunow (Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 12, 1911, S. 215) enthalten beim Flußkrebs 100 Teile organischer Trockensubstanz: 5.31 Teile Fett.
[5]) Frenzel, Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. 5. 1884, S. 86.
[6]) Weber, Max, Arch. mikr. Anat. Bd. 17, S. 415.
[7]) Vitzou, Alex-Nic., Arch. Zool. expér. T. 10, 1882, p. 451. Brunow (l. c.) findet in 100 Teilen organischer Trockensubstanz vom Flußkrebs: 14.29 Teile Kohlehydrate.
[8]) Kirch, Joh. Bernh., Das Glykogen in den Geweben des Flußkrebses. Inaug.-Diss. med. Fak. Bonn 1886. Siehe auch Bernard, Claude, Ann. Sc. nat. Zool. (3), T. 19, 1853, p. 282.

Bernhard[1]), und auch Vitzou und Kirch fanden viel mehr Glykogen vor und während der Häutung, als in größerer zeitlicher Entfernung von ihr (Astacus, Maja, Palinurus, Homarus, Carcinus, Cancer). Bei Astacus betrug nach Kirch, 4 Monate nach der Häutung, der Gesamtglykogengehalt 0,079% des ganzen Körpergewichts; kurz vor der Häutung stieg er auf 0,304%, während der Häutung auf 0,82%[2]). Zumal das Bindegewebe „bildet zur Zeit der Häutung ein wahres Glykogenreservoir" (Kirch). Die Anhäufung von Glykogen unter (nach Kirch sogar in) dem chitinogenen Epithel, hat sicherlich für die Chitinbildung große Bedeutung, auf die Vitzou schon aufmerksam machte. Er wußte schon, daß Chitin ein Kohlehydrat enthalte. Heute wissen wir, daß Chitin ein amidierter Zucker (Glykosamin) ist (siehe v. Fürth, S. 471).

Kirch vertritt übrigens die Auffassung, daß das Glykogen nicht nur aus den Kohlehydratabsorpten (Glykogenreserven) der Mitteldarmdrüse stammt, sondern als Spaltprodukt aus Eiweiß sich nach Bedarf bildet.

Histologische Lokalisation des Glykogens. a) In Epithelien: In der Mitteldarmdrüse von Astacus fand Kirch (S. 34) das Glykogen hauptsächlich den blinden Enden der Schläuche genähert in Absorptions- und Fermentzellen. (Auch im Bindegewebe, das die Drüse umgibt (Tunica serosa), wenn auch da nicht überall). Bei Onisciden sah Murlin[3]) 24—50 Stunden nach Fütterung, Glykogen im freien Ende der (resorptiven) Mitteldarmzellen. b) Im Bindegewebe (unter dem Panzer, in der Darmwand, als Füllung zwischen den Muskeln etc.) sind es, wie angedeutet, die sog. Leydigschen Zellen[4]), die, wie bei den Schnecken, das Glykogen in erster Linie beherbergen. Es sind große, hyaline Zellen, mit meist exzentrisch gelegenem Kern und spärlichem Protoplasma. Die Zelle erscheint auf den ersten Blick voller Alveolen zu sein. Bei Jodfärbung aber sieht man, „daß die scheinbaren Lücken mit einer homogenen Masse erfüllt sind, die sich vorzugsweise als Träger des Glykogens erweist" (Kirch, S. 31, Astacus). Auch andere Bindegewebszellen können Glykogen enthalten[5]).

d) Eiweiß. Wir hörten, daß als Reservestoffzellen im Bindegewebe Leydigsche und Eiweißzellen (Cuénot) vorkommen. Letztere sind nach Cuénot (S. 270) runde Zellen mit Körnern und großen farblosen Kugeln, die weder aus Fett, noch Schleim, noch Glykogen bestehen und wohl als Eiweißreserven anzusehen sind. Inhalt und Umfang der Zellen ist dem Ernährungszustand proportional. Bei Carcinus maenas erwiesen sie sich nach zweimonatlichem Hunger fast leer und klein[6]). Daß in den Zellen möglicherweise nebenher auch Fett vorkommt, hörten wir oben.

In der Mitteldarmdrüse von Maja, Carcinus und anderen Seekrebsen findet Frenzel[7]) in den Sekretblasen Krystalle, die er für Tyrosin hält.

[1]) Bernard, Claude, Leçons sur les phénomènes de la vie communes aux animaux et aux végétaux, Paris 1879, T. 2, p. 110. Glykogen nur während der Häutung.

[2]) Man beachte aber, daß nach der Häutung der Panzer abgestoßen ist, ein Umstand, der die letzte Zahl höher erscheinen läßt, als sie vergleichsweise sein sollte.

[3]) Murlin, Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 44, 1902/03, p. 327.

[4]) Siehe Leydig, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 2, 1850, S. 151; Brock, ibid. 1883, S. 1, beides an Mollusken.

[5]) Vgl. zu alledem auch Cuénot, Arch. Biol. T. 13, 1895, p. 270.

[6]) Cuénots Untersuchungen an Astacus und Seekrebsen, zumal Brachyuren. Siehe auch Haeckel, l. c. und Hardy, Journ. Physiol. London, Vol. 13, 1892, p. 165.

[7]) Frenzel, Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. 5, 1884, S. 75.

H. Dohrn[1]) findet Leucin und einen Stoff, bei dem es sich nach v. Fürth recht wohl um Tyrosin handeln könnte. (Astacus).

e) Kalkreserven (Fig. 197). Im Gegensatz zu den Schnecken ist es hier bei den Krebsen nicht die Mitteldarmdrüse, welche das für den sehr reichen Kalkstoffwechsel notwendige anorganische Material aufspeichert, sondern die Wand des Kaumagens, die Cardia: Im vorderen Teil dieser Cardia ragt eine runde paarige Erhebung der Cuticula in das Mageninnere, zu beiden Seiten der Ösophagusmündung, die je nach Jahreszeit dicker oder dünner ist (Fig. 173 K St). Hier bilden, zwischen Cuticula und deren Matrix, die Zellen dieser letzteren ein großes, linsenförmiges, sehr kalkreiches kutikuläres Gebilde, dessen Anwachsen die Cuticula der Cardia, wie angedeutet, wulstartig vortreibt. Die Bildung diese Steines oder „Krebsauges" be-

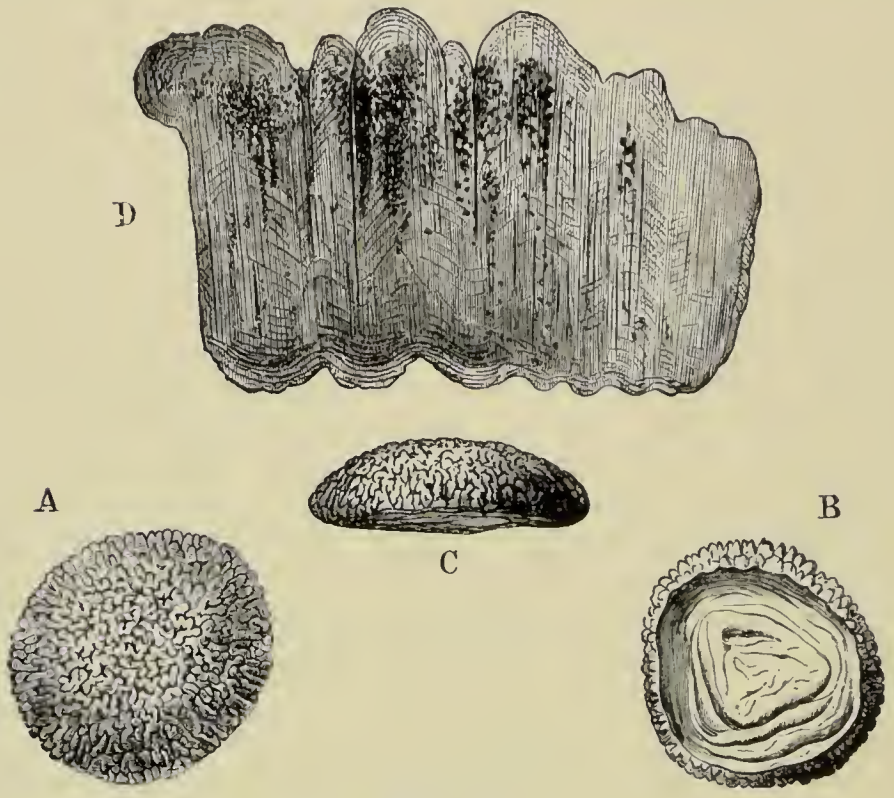


Fig. 197.

Astacus fluviatilis. Ein „Krebsauge". A von oben; B von unten; C von einer Seite (sämtlich 5 mal vergr.); D im senkrechten Durchschnitt (20 mal vergr.) (nach Huxley).

ginnt bei älteren Krebsen, von 4 Jahren, die sich jährlich etwa in der Mitte des Sommers häuten, ungef. 40 Tage vor der Häutung. Bei jüngeren Krebsen, bei denen der Prozeß häufiger vor sich geht, ist auch die Bildungszeit des Steines kürzer (im ersten Jahre 10 Tage)[2]). Ist der Stein vollendet, so erzeugt die ihn bildende Hypodermis (Matrix) einfach wieder Cuticula, und der Stein liegt nun zwischen der alten Cuticula und dieser neuen. Erfolgt nun die Häutung, bei der auch die gesamte alte Magencuticula abgestoßen wird, so werden die beiden „Krebsaugen" frei und gelangen in den Magen, wo sie gelöst werden und als Reserven Verwendung finden sollen[3]). Der frisch gehäutete Krebs besitzt nämlich im

[1]) Dohrn, H., Analecta ad historiam naturalem Astaci fluviatilis. Inaug.-Diss. Berlin 1861.

[2]) Chantran, C. R. Acad. Sc. Paris, T. 78, 1874, p. 655.

[3]) Huxley, Der Krebs. Leipzig, F. A. Brockhaus, 1881, S. 25 u. S. 290; Vitzou. Arch. Zool. expér., T. 10, 1882, p. 568.

Beginn weiches Chitin („Butterkrebse"), in das sich später erst Kalksalze einlagern. Daß die Krebssteine als Material für diese Verhärtung des Chitins dienen, nahmen schon Geoffroy[1]) und Réaumur[2]) an. Die Zusammensetzung der Steine und ihre Auflösung im Magen, mit darauf folgender Absorption, scheint dieser Annahme Recht zu geben.

Zusammensetzung der Krebsaugen verglichen mit derjenigen des Carapax:

Astacus	Carapax[3])	Magensteine[4])
Kohlensaurer Kalk	48,5%	63,16%
Phosphorsaurer Kalk	6,1%	17,30%
Magnesiumphosphat	—	1,3 %
Chitin	—	4,33%
Rest	—	12,84%

Homarus americanus. Ein abgestoßener Carapax von 9,12 g und die beiden Steine von zus. 3,96 g eines ♂ von 11 Zoll enthalten[5]):

Substanz	im Carapax	in den Magensteinen
$CaCO_3$	44,60%	78,46%
$Ca_3(PO_4)_2$	9,52%	11,18
$CaSO_4$	0,68%	0,59%
$MgCO_3$	2,73%	1,01%
Na_2CO_3	2,85%	0,93%
Al_2O_3-(Fe_2O_3)	1,36%	0,06%
SiO_2	0,46%	0,08%
Organisches u. Wasser (als Differenz)	37,80%	7,69%
	100,00%	100,00%

Rätselhaft ist die Art, wie der Stein aufgelöst wird. Daß der normale Krebssaft keine freie Säure enthält, wissen wir, auch daß er (in der Norm) etwa Fischskelettteile nicht auflöst. Die Lösung, mag sie durch einen eigens sezernierten Saft, oder durch Kohlensäure (v. Fürth) vor sich gehen, sowie die Absorption, nimmt bei jungen Krebsen 24—30 Stunden, bei erwachsenen 70—80 Stunden in Anspruch. Beim Hummer wurde der Zerfall der Steine (teilweise) von Vitzou beobachtet (S. 569). Das mineralische Material gelangt ins Blut, das schon an sich kalkreich ist, und aus dem beim Stehen an der Luft sich „Mischkrystalle" verschiedener Kalksalze (Carbonat, Phosphat etc.) bilden[6]). Aus dem Blut dürfte die Hypodermis die Salze aufnehmen, und ihr Produkt, die Cuticula damit inkrustieren: Biedermann nämlich wies im Hummer- und Flußkrebs-

[1]) Geoffroy, Mém. Acad. Sc. 1709, p. 309.

[2]) Réaumur ibid. 1712, p. 239.

[3]) Kelly, Agnes, Jena. Zeitschr. Naturwiss. Bd. 35, 1901. S. 455; Schmidt und vor allem Göbel (n. v. Fürth) finden für phosphorsauren Kalk höhere Werte, 7,09 bis 14,685%.

[4]) Dulk, Müllers Arch. 1835, S. 428.

[5]) Herrick Francis Hobart, The American Lobster. etc. Bull. U. S. Fish. Commiss. 1895, p. 1. Appendix II, p. 227.

[6]) Biedermann, Biol. Zentralbl. Bd. 21, 1901. S. 343 und anderen Orts. Nach Bütschli bestehen die Krystalle aber der Hauptsache nach nur aus kohlensaurem Kalk. Phosphorsaurer Kalk etc. ist in so geringen Mengen vorhanden, daß wohl nur von einer Verunreinigung, nicht aber von einem Doppelsalz die Rede sein kann (Biol. Centralbl. Bd. 27, 1907, S. 457).

panzer eine Substanz (wohl komplizierte Kalkeiweißverbindungen) nach, die etwa in Wasser gebracht, die gleichen Krystalle bildet, wie die Kalkverbindungen des Blutes.

Der Inkrustierungsprozeß der weichen Cuticula des „Butterkrebses" dauert 3—4 Tage.

Die Bedeutung der Krebsaugen als Kalkreserve für die Häutung ergibt sich auch aus der Beobachtung, daß bei mangelhafter Ausbildung der Steine auch die Häutung abnorm verläuft.

Den Brachyuren fehlen die Magensteine völlig. Vitzou meint, daß hier die Kalkreserven sich lediglich im Blute befinden.

4. Weitere Substanzen, die in der Mitteldarmdrüse gefunden wurden. a) Andere Mineralsubstanzen. In der Mitteldarmdrüse der Krebse fand Frenzel[1]) an Mineralbestandteilen Magnesium, Phosphor, Kochsalz und Calciumsalze. Dastre und Floresco[2]) untersuchen den Eisengehalt der Mitteldarmdrüse von Hummer, Flußkrebs und Languste. Sie schreiben, wie wir das bei Mollusken hörten, dem Eisen eine Rolle bei den oxydativen Vorgängen zu („Fonction martiale du foie"). Sie finden beim Hummer 0,12 mgr Fe auf je ein Gr. Trockensubstanz der Mitteldarmdrüse (0,04 mg aufs Gr. der frischen Substanz). In den anderen Organen finden sie im Verhältnis 4 mal weniger Fe.— Flußkrebs. Mitteldarmdrüse: 0,2 mgr Fe auf 1 gr Trockensubstanz. Restkörper 0,05 mgr Fe auf 1 gr Trockensubstanz.

b) Spezifische Gallenbestandteile: Schon Hoppe-Seyler[3]) vermißt in der Mitteldarmdrüse vom Flußkrebs Gallenfarbstoffe und Gallenbestandteile. Ebensowenig gelang es Frenzel[4]) mit verschiedenen Methoden Gallenfarbstoffe, Gallensäure oder gallensaure Natron- oder Kalisalze in der Mitteldarmdrüse von Astacus und Seedecapoden nachzuweisen.

c) Farbstoffe der Mitteldarmdrüse[5]): In geringen Mengen findet Mac Munn auch bei Crustaceen Chlorophyll, zumal bei Pagurus bernhardus. Er überzeugt sich aber endlich selbst davon, daß er es nur mit absorbiertem Chlorophyll der Nahrung, und keinem Produkt der „Leber" (Hepatochlorophyll) zu tun hat (Vol. 64 p. 436). Beim Flußkrebs (und nur bei diesem) soll Hämochromogen in der Drüse vorkommen (reduziertes Hämatin, siehe Blut).

Bei Cancer und Carcinus fand er Lipochrome, die man aus dem Blute der Crustaceen schon kannte: Tetronerythrin und Lutein, deren Bedeutung für die Tiere jedoch noch nicht hat ergründet werden können. Bei diesen Krabben findet er Lutein im Drüsensekret, Tetronerythrin in der Drüse selbst (beide Farbstoffe auch anderenorts). Den Farbstoffen werden nach Möglichkeit Funktionen zugeschrieben, z. B. dem Hämochromogen bei der Darmatmung.

---

[1]) Frenzel, J., Mitt. zool. Stat. Neap. Bd. 5, 1884, S. 86.

[2]) Dastre A. und N. Floresco, Arch. Physiol. Paris (5), T. 10, 1898, p. 176.

[3]) Hoppe-Seyler, Arch. ges. Physiol. Bd. 14, 1877, S. 339.

[4]) Frenzel, J., Mitt. zool. Stat. Neap. Bd. 5, 1884, S. 84.

[5]) Mac Munn, Charles A., Proc. R. Soc. London, Vol. 35, 1883, p. 132 und p. 370, Vol. 64, 1899, p. 436; Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 193, 1900, p. 1; Dastre und Floresco, Arch. Physiol. Paris (5), T. 10, 1898, p. 289; Paladino, R., Biochem. Zeitschr. Bd. 28, 1910, S. 56.

Dastre und Floresco, finden von den Pigmenten, die wir nach ihren Untersuchungen bei den Mollusken kennen lernten, beim Flußkrebs als wasserlösliches eisenhaltiges Pigment (kontinuierliches Spektrum): „Ferrin" und als chloroformlösliches Pigment (mit kontinuierlichem Spektrum; ohne Eisen): „Cholechrom". Beim Hummer liegen die Dinge ähnlich, nur fand sich da weniger Cholechrom. Die Angaben wurden durch Paladino bestätigt (Maja verrucosa und M. squinado). Eine Bestätigung der Angaben Mac Munns über Chlorophyll und Hämochromogen (das Dastre und Floresco bei Helix ja fanden) liegt nicht vor[1]).

Über die Ernährungsphysiologie der **Xiphosura** (Limulus) die im System von den Crustaceen zu den Arachnoiden überleiten, sind wir nicht unterrichtet.

II. Arachnoidea, Spinnentiere.

Der Körper der Spinnentiere zerfällt in zwei nicht immer deutlich voneinander sich absetzende Teile. Der vorderste besteht, ähnlich wie bei den höheren Krebsen, aus einer Verschmelzung von Kopf und Brust (Cephalothorax); hierauf folgt das Abdomen. Nur der Cephalothorax trägt Extremitäten, und zwar 6 Paar. Zwei davon, die beiden ersten, haben für uns Bedeutung als Ernährungsorgane, die vier letzten dienen der Lokomotion.

Die Verdauungsorgane gewinnen die notwendige Oberfläche durch Bildung zahlreicher Ausstülpungen, von denen, bei den Formen mit deutlich voneinander abgesetztem Cephalothorax und Abdomen (den Araneiden), in jedem dieser Teile eine Gruppe zu liegen kommt. Die im Abdomen liegenden Cökasysteme hat man auch hier fälschlich „Leber" genannt.

A. Die Lebensweise der Arachnoiden.

Die Arachnoiden sind durchweg Räuber oder Parasiten[2]). Die Milben sind großenteils, die Linguatuliden durchweg Parasiten. Derartige Parasiten schmarotzen vorwiegend an Tieren, die Phytoptiden (Gallmilben) z. B. aber leben in gallenartigen, von ihnen erzeugten Mißbildungen an Pflanzen. Die Spinnen, gleich den übrigen Tracheaten, gehören vornehmlich zur Landfauna, nur wenige Gruppen sind (sekundär) zum Wasserleben übergegangen: die Hydrachniden unter den Milben und die Spinnengattung Argyroneta. Im Abschnitt über Atmung werden wir uns mit dieser sekundären Anpassung an das Wasserleben zu beschäftigen haben. Auch die Tardigraden leben im Wasser oder an feuchten Stellen.

Die freilebenden Landformen führen meist eine versteckte, oft nächtliche Lebensweise.

---

[1]) Chemie der Mitteldarmdrüse beim Flußkrebs siehe auch Bradley, H. C., Proc. Amer. Soc. biol. Chemists Vol. 1, 1908, p. 130, Journ. biol. Chem. Vol. 4, 1908, p. XXXVI.

[2]) Die Tardigraden, die uns hier nicht weiter beschäftigen werden, sollen auch Algen, Moose und Wurzelfasern (neben kleinen Tieren) fressen. Siehe Greeff, R., Arch. Mikr. Anat. Bd. 2, 1866, S. 102; Plate, L. H., Zool. Jahrb. Anat. Bd. 3, S. 487. (Bei Plate auch einige weitere morpholog.-physiologische Angaben über Macrobiotus hufelandii). Einige freilebende Milben leben von toten tierischen und pflanzlichen Stoffen (n. Leunis-Ludwig).

B. Nahrung, Nahrungserwerb und Nahrungsaufnahme bei Arachnoiden, mit Ausnahme der Milben[1]).

Nach Art der Nahrungsaufnahme können wir die Spinnentiere in drei Gruppen zerlegen (uns auf die physiologisch wichtigsten Formen beschränkend):

1. Räuber, die ihre Beute stückweise verzehren (Phalangiden, Skorpione),
2. Räuber, die ihre Beute „aussaugen" (Araneina),
3. Parasiten (Milben, Linguatuliden).

Für uns bieten das größte Interesse die eigentlichen Spinnen (Araneina), bei den anderen Ordnungen wollen wir nur einen kurzen Überblick über das Bekannte geben.

I. Räuber, die ihre Beute stückweise verzehren.

Die Phalangiden (Hauptart: Phalangium parietinum, der Weberknecht oder Schneider). Sie leben vornehmlich von kleinen Insekten, die sie bei einbrechender Dunkelheit jagen (an Mauern etc.). In Darm und Fäzes finden sich nach Plateau[2]) zerkaute Chitinteile solcher Insekten. Die carnivore Lebensweise ist nicht ganz streng. Wenigstens gelingt es in der Gefangenschaft Phalangium auch zur Aufnahme von Pflanzenteilen zu bringen. A. Menge[3]) fütterte die Tiere mit nassem Brot und gekochten Bohnen, Plateau mit nassem Brot. Plateau ist der Ansicht, daß sie das nasse Brot und ähnliche feuchte Vegetabilien nur des Wassers wegen aufnehmen, als eigentliche Nahrung käme nur Animalisches in Betracht. In der Tat beschäftigen wir uns hier zum ersten Male mit Tieren, die durchaus an das Leben in trockener Luft angepaßt sind, bei denen neben der Aufnahme von Nährstoffen, auch diejenige von Wasser eine wichtige Rolle spielt. Mehrere Autoren beobachteten, wie „Weberknechte" tranken (Hammer[4]), Menge, Plateau).

„Wie eine Katze springt der Schneider (Weberknecht) auf die Beute und verarbeitet sie schnell mit seinen Mundteilen"[5]). Insbesondere das zweite Extremitätenpaar (Pedipalpen, Unterkiefer) besitzt „Kauladen" von ovaler Form und mit dichtbehaarten Kauflächen; sie zerschneiden die Beute zu Bissen, die hinreichend klein sind, um durch den engen Ösophagus hindurchzutreten.

Die Skorpione sind durch den Besitz von Waffen zum Fange der Beute ausgezeichnet: Ein Scherenpaar, das sich am Ende der Unterkiefertaster befindet und das ähnlich eingerichtet ist wie etwa die Schere vom Flußkrebs; d. h. es arbeitet das letzte (Klauen-) Glied zangenarmartig gegen eine seitliche Verlängerung des vorletzten Gliedes, welche vom Orte der Einlenkung des Endgliedes, als fester Zangenarm, nach vorn ragt (Fig. 198, 2). Auch das erste Kopfextremitätenpaar (die „Cheliceren") trägt derartige Scheren von geringer Größe.

[1]) Bezüglich der Milben siehe Anhang S. 475.
[2]) Plateau, Félix, Bull. Acad. Belgique (2), T. 42, 1876, p. 719.
[3]) Menge, A., Über die Lebensweise der Afterspinnen (Phalangidae). Danzig, 1850.
[4]) Hammer, in Hermann Mémoire aptérologique, Straßburg 1804.
[5]) Brehms Tierleben 9. Die Insekten, v. Taschenberg. Aufl. 3. Neudruck 1900. S. 690.

Den Skorpionen dienen lebende Tiere zur Nahrung (Spinnen, Insekten). Sie gehen nachts oder in der Dämmerung auf Raub aus und ergreifen die Beute mit den Scheren. Die ergriffene Beute wird durch den Stich des Giftstachels getötet.

Der Giftapparat. Bei den Skorpionen zerfällt das Abdomen in zwei Teile: 1. Das vordere breite, vom Cephalothorax kaum abgesetzte eigentliche Abdomen (Fig. 198 A, 7 Segmente), 2. daran nach hinten zu sich ansetzend, aus 6 Segmenten gebildet, das schmale, schwanzartige Postabdomen (mit P beginnend). Das letzte seiner Segmente ist blasenartig erweitert; es endet als ein, nach der Bauchseite gebogener Stachel (St). Im Segment selbst liegt ein Paar mächtiger Giftdrüsen, deren Ausführgänge auf der Stachelspitze getrennt münden. Das Postabdomen wird bei der Verteidigung oder beim Angriff, vom Skorpion im Bogen, die Spitze nach vorn, über dem Körper getragen. Die von den Scheren ergriffene Beute wird emporgehoben und dann sticht ihr der Räuber den Stachel in den Körper. Das Gift, durch die Muskularis der Drüsen (oder ihres Reservoirs) ausgestoßen, dringt in die Wunde und tötet kleine Tiere, zumal Arthropoden sehr prompt. „Einige Zuckungen und das Opfer ist tot“ (Brehm, S. 683).

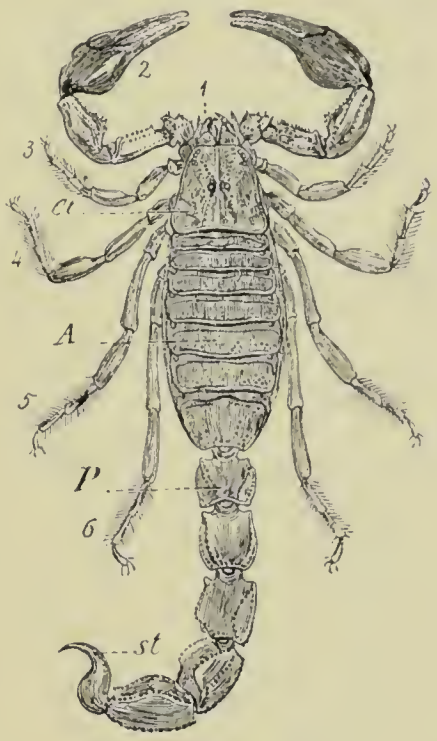


Fig. 198.

Androctonus australis (aus Blanchard). Ct Cephalothorax. A Abdomen, P erstes Segment des Postabdomen, st Giftstachel; 1 Cheliceren, 2 Pedipalpen, 3—6 vier Beinpaare (aus Hertwig).

Das Gift, seine Wirkung und seine Absonderung. Das Gift, das in Folge elektrischer Reizung tropfenweise aus dem Stachel austritt[1]), ist zäh, fadenziehend, sauer[2]). Die 7—8, ja 10 Tropfen, die sich gewinnen lassen, wiegen 4—8 mg, gleich 1—3 mg Trockensubstanz. $^1/_{10}$ mg hiervon genügt, um ein Meerschweinchen von 500—600 g in 1½ Stunden zu töten. Als Wirkung des Stiches wird angegeben: 1. Schmerz, 2. Krämpfe (Zuckungen), 3. Lähmung. Es ist ein Nervengift (Zentralnervensystem), doch soll ihm auch Blutkörperchen lösende Wirkung (Hämolyse) nicht abgehen (Blut von Fischen, Amphibien, Vögeln)[3]).

Das Gift ist auch für den Menschen keineswegs bedeutungslos, wenn das auch je nach Art sehr verschieden ist. Der Stich großer südlicher Formen soll für den Menschen gefährlich sein[4]). — Während manche

[1]) Phisalix, C. und H. Varigny, Bull. Mus. Hist. nat. Paris. 1896. 2, p. 67.
[2]) Joyeux-Laffuie, J., Arch. Zool. expér. (2), T. 1, p. 733.
[3]) Jousset de Bellesme, Ann. Sc. nat. Zool. (5), T. 19, 1874, p. 15 u. a.
[4]) Die mannigfachen Erscheinungen, die man nach Skorpionstich beobachtet hat, sind in einer umfangreichen Literatur niedergelegt. Neben den zitierten, nenne ich noch folgende Arbeiten: Dahl, Fr., Nat. Wochenschr. Bd. 19, 1903, S. 97; Nicolle, C. und G. Catouillard, C. R. Soc. Biol. Paris, T. 57, 1905, p. 100, 231 (letztere Arbeit über Immunisierung gegen den Stich) etc. Weitere Literatur siehe v. Fürth.

Arten, wie Heterometrus maurus gegen das Gift von Artgenossen immun sind (Nicolle und Catouillard, S. 102), sprechen doch zahlreiche Versuche dafür, daß bei vielen Arten das Gift für das Individuum selbst gefährlich werden kann (Tötung durch Selbststich, „Selbstmord" der Skorpione). Freilich scheinen größere Dosen zum Töten des, das Gift produzierenden Individuums nötig zu sein, als für andere Tierarten (Phisalix und Varigny bei Buthus australis; siehe auch v. Fürth, S. 327).

Anschließend an die Skorpione wollen wir den Nahrungserwerb und die Nahrungsaufnahme der Solifugidae kurz kennen lernen, da sie ihre Beute nach Brehm recht wohl zu zerkauen imstande sein sollen, große Objekte aber sicherlich aussaugen (Kobert). Sie stellen daher eine Art Übergang dar, von den kauenden zu den „aussaugenden" Formen. Die Solifugiden sind vorzugsweise Nachttiere; sie leben in Erdrissen und unter Steinen. Sie sind, gleich den Skorpionen, mit Scherenfüßen bewaffnet, mit Hilfe derer sie sich ihrer Beute (Insekten aller Art auch ihresgleichen) bemächtigen, die sie, wie angedeutet, nach Brehm (Taschenberg) nicht nur aussaugen, sondern vollständig zerkauen. Der gleichen Quelle entnehme ich, daß eine Solpuga von 52 mm Länge eine Eidechse von 78 mm Länge (ohne Schwanz), angegriffen habe, auf ihren Rücken gesprungen sei und sie dann verzehrt habe. Ja sehr junge, noch blinde Moschusratten seien Solpugen zum Opfer gefallen.

Nach Kobert[1]) soll Galeodes araneoides durch Biß angreifen. Große Grillen werden durch die Kiefer des Räubers einfach erdrückt, quasi zerschnitten (S. 82, nach A. Walter). Heymons[2]) stellt fest, daß die, mit Scheren bewaffneten Cheliceren der Galeodesweibchen durch starkes Chitin, und auch durch die Haut des Menschen dringen. Zum Fang der Beute sollen nebenher auch die sog. Haftlappen der Maxillarpalpen dienen. Ein Gift scheinen die Solifugen nicht zu besitzen, das Vorhandensein eines solchen ist zwar vielfach behauptet, niemals aber erwiesen worden (auch Heymons). Giftdrüsen der Mundwerkzeuge sind unbekannt.

Wir deuteten an, daß nach Kobert die Solifugiden (Galeodes araneoides) ihre Beute — wohl in der Art, wie wir das sogleich für die Spinnen kennen lernen — auch aussaugen. Von Fliegen lassen sie nur die leeren Hüllen übrig (nach Berichten von Brock). Die Stücke der zerbissenen Hüllen werden gegen den Mund gepreßt und ausgesogen (Walter).

2. Räuber, die ihre Beute aussaugen. Die eigentlichen Spinnen (Araneidae).

a) Nahrungserwerb.

Die Spinnen sind durchweg Räuber, deren Beute vornehmlich aus Insekten besteht, die sie teils im Lauf oder Sprung erbeuten, teils aber

[1]) Kobert, R., Beiträge zur Kenntnis der Giftspinnen. Stuttgart, F. Enke, 1901.

[2]) Heymons, R., Anh. Abh. Akad. Wiss. Berlin für 1901 (1902) [Galeodidae, spez. G. caspicus turkestanicus Heymons; insbesondere Weibchen. Sehr gefräßig. Beute: Hauptsächlich Arthropoden (auch relativ sehr große). Konnten mit jungen Exemplaren von Kröten und Eidechsen von etwa 2—3 cm Länge gefüttert werden. Kanibalismus. Große Insekten werden durch ein kleines Loch hindurch, mit Hülfe der Cheliceren leergefressen. Kleine Insekten, z. B. Fliegen, werden „vollkommen durchgekaut". Biß der G. wirkt nicht giftig (Mensch, Katze, Insekten), erzeugt ausgiebige mechanische Verletzungen].

in Netzen fangen, welche mit Hilfe der am Hinterleibsende sitzenden Spinndrüsen gefertigt werden. Alle Spinnen „saugen ihre Beute aus".

Wir unterscheiden bei den Spinnen zwei Gruppen, die Tetrapneumones (mit 4 Fächertracheen) und die Dipneumones (mit zwei Fächertracheen). Letztere wiederum pflegt man einzuteilen in „Sedentariae" oder Netzspinnen und „Vagabundae" oder Jagdspinnen. Während erstere vornehmlich Netze spinnen und mit deren Hilfe Beute fangen, sind die Tetrapneumones und die „Vagabundae" in der Mehrzahl der Fälle echte Jäger.

Die Fangvorrichtungen der Netzspinnen zeigen einige Mannigfaltigkeit. Meist bedienen sie sich, wie angedeutet, in irgend einer Weise des Gespinstes zum Beutefang, nur wenige Formen (so die Laterigradae) leben nach Art der Jagdspinnen.

Die Spinndrüsen. Im Zusammenhang mit dem Beutefang der Araneiden, für die das Spinnen die größte Wichtigkeit hat, wollen wir einiges Wenige mitteilen über die Organe des Spinnvermögens. Es sind in erster Linie Hautdrüsen, welche ein fadenförmiges Sekret liefern, das an der Luft erstarrt. Die Drüsen befinden sich am Abdomen und münden auf den Enden von Warzen, die paarig angeordnet sind und die man als rudimentäre Extremitäten auffaßt. Die Warzen enden schräg abgestutzt mit dem „Spinnfeld", auf dem sich zahlreiche, an Haare erinnernde Spinnröhrchen erheben, durch welche die Ausführgänge der Drüsen ins Freie münden [1]).

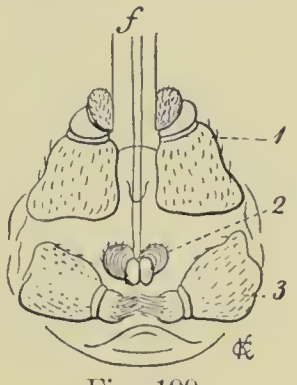


Fig. 199.

Spinnapparat von Epeira diadema ta (nach Warbarton), 1 vordere, 2 mittlere, 3 hintere Spinnwarzen, f Fäden (aus Hertwig).

Die Drüsen sind sehr zahlreich und mannigfaltig gestaltet. Meckel [2]) unterscheidet fünf Drüsensysteme. Sie treten keineswegs stets alle zugleich in Aktion: Die Sekretfäden können je nach Bedarf bald dicker, bald dünner hergestellt werden, was durch Inanspruchnahme einer größeren oder geringeren Anzahl Drüsen bewerkstelligt werden soll. Auch scheint es, daß nicht alle Drüsen gleichem Zwecke dienen. Schimkewitsch [3]) z. B. zeigt, daß die sogenannten „zylindrischen" Drüsen bei Epeira nur beim ♀ vorkommen, und nur dem Spinnen des Eierkokon dienen.

Das Anfertigen der Netze durch das Drüsensekret wird ermöglicht, einmal durch die Beweglichkeit der Spinnwarzen selbst (Schimkewitsch, S. 47), dann durch die Verwendung der Klauen am hinteren Beinpaare („Webeklauen"). Letztere dienen dazu, die zahlreichen Einzelsekretfäden zu einem einzigen Faden zu vereinigen: Man muß bedenken, daß (z. B. bei Epeira) auf den drei Paar Spinnwarzen mehrere Hundert Einzeldrüsen münden. Die Webeklauen (an der Spitze des Fußgliedes je ein Paar) sind beweglich und kammförmig gezähnt [4]).

[1]) Ein Teil der Drüsen kann auch (bei manchen Arten) auf einer vor den Warzen gelegenen Siebplatte („Cribellum") münden.

[2]) Meckel, Heinrich, Müllers Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. Jahrg. 1846, Aufsätze, S. 1.

[3]) Schimkewitsch, Wladimir, Ann. Sc. nat. Zool. (6), T 17, 1884, Art. 1.

[4]) Bei den Arten, bei denen ein Teil der Drüsen auf dem Cribellum mündet (Amaurobiidae) findet man am vorletzten Glied (Ferse) des letzten Beinpaares, oben, in besonderer kammförmiger Anordnung, Haken oder gebogene Borsten, das „Calamistrum".

Zwei Arten des Beutefanges kommen bei Spinnen mit festsitzender Lebensweise vor:

α) Röhrenbewohnende Spinnen. Die Spinne (z. B. Segestria senoculata, die Kellerspinne) wohnt in irgendwelchen Spalten, (Segestria senoculata unter Steinen, Baumrinde, in Mauerlöchern u. a. m.), deren Inneres sie mit einem röhrenförmigen Gespinst auskleidet („Röhrenspinnen, Tubitelariae")[1]). An der äußeren Öffnung bringt sie mehrere Fäden an, die nach allen Richtungen ziehen, die dann als „Fangfäden" dienen sollen. Hier, am Eingange ihrer Röhre liegt die Spinne auf der Lauer: dem Boden angedrückt, die drei vorderen Beinpaare nach vorn gerichtet: Kommt z. B. irgend ein Insekt auf das Fadengewirr, das seine Bewegung zu hemmen angetan ist, so erfolgt blitzschnell der Angriff, gleichgültig, um was für eine Art Beute es sich handelt, sollen doch auch Wespen von den Kellerspinnen nicht verschont werden. Solche Spinnen kann man leicht mit kleineren Tieren oder Fleischstücken füttern, wenn man diese in die Pinzette nimmt, und vor der Röhrenmündung leicht hin- und herbewegt. Ja selbst ein derart bewegtes Stöckchen, die leere Pinzette reizt unsere Spinnen nicht selten zum Angriff, ein Beweis dafür, daß die Wahrnehmung der Bewegung, nicht aber das Erkennen des Beuteobjekts den Angriff verursacht. Übrigens verhalten sich verschiedene Individuen der gleichen Art oft recht verschieden: Der gleiche bewegte Gegenstand reizt dieses Exemplar zum Angriff und treibt jenes zur Flucht, wie ich oft habe beobachten können.

β) Spinnen mit Fangnetzen (Sedentaria: Unterordnungen Orbitelariae, Radspinnen und Retitelariae, Netzspinnen).

Das Netz und der Beutefang bei Epeira diadem ata (Kreuzspinne). Die Form des Netzes (von einem Zentrum ausgehende Strahlen, die untereinander durch eine Anzahl konzentrischer Polygone verbunden sind), sowie die Art seiner Anlage kann uns nicht beschäftigen. Zum Verständnis seiner Bedeutung aber ist folgendes wichtig: Das Mittelfeld des Netzes, wo die Spinne oft auf der Lauer liegt, besteht aus trockenen Fäden, während auf den, dem Fange dienenden (peripheren) Teilen des Netzes, neben trockenen, auch solche Fäden mit versponnen sind, die mit zahlreichen feinen Knötchen, oder wohl richtiger Tröpfchen (Westberg) besetzt sind, denen ausgesprochenes Klebvermögen zukommt. Oftmals sitzt, wie angedeutet, die Spinne im Zentrum des Netzes, den Kopf nach unten; oder aber sie sucht sich am Rande des Netzes unter einem Blatte, oder an einem sonstwie geschützten Platze ihr Versteck, stellt aber jeweilig durch einige straffe Fäden die Verbindung zwischen ihrem Aufenthalte und dem Netze her, dergestalt, daß jede Erschütterung des Netzes (durch ein anfliegendes Insekt) auf die Spinne übertragen wird. Wenn also irgend ein Insekt in das Netz einer Spinne fliegt, und sich in den klebrigen Fäden verfängt, so ist die Erschütterung, die das Netz durch Anfliegen und Zappeln der Beute erleidet, zugleich der Reiz, der

[1]) Ähnliche Röhren werden auch von manchen Jagdspinnen und Tetrapneumonen hergestellt und bewohnt. Doch verlassen diese die Wohnung meist nachts zum Zwecke des Beutefanges (z. B. die Minierspinne Cteniza podiens corsica unter den Tetrapneumones). Auch die Tarantel (Tarantula apuliae) baut, z. Teil recht komplizierte Röhren, an deren Eingang sie auch wohl auf der Lauer liegt, die sie aber nachts verlassen soll, um zu jagen (Taschenberg-Brehm).

die Spinne zum Angriff veranlaßt[1]). Sie tötet den Eindringling durch ihren Giftbiß und verzehrt ihn unmittelbar oder aber sie spinnt ihn ein, bewahrt ihn wohl auch für später auf; auch wird nicht selten das Beuteobjekt in den Schlupfwinkel gebracht und daselbst verzehrt.

Dieses durchaus typische Beispiel mag genügen, wenn auch viele Spinnen ihren Netzen ganz andere Formen geben, als die Kreuzspinne[2]).

Anders geartete Beuteobjekte.

Im wesentlichen lernten wir bislang die Spinnen als Insektenfresser kennen, erwähnten aber schon, daß man sie mit allen möglichen tierischen

Fig. 200.

Mundgliedmaßen von Epeira diatemata ♂ (40fach vergr.). Oben (die Zange mit den nach innen gelegten Klauen) die Cheliceren (Giftapparat); darunter die Unterkiefer (Basalglieder der Pedipalpen) links ist der Kiefertaster mit Begattungsanhang zu sehen (nach Diederichs).

Objekten füttern kann. Ferner ist ja auch der Kannibalismus bekannt, ja sprichwörtlich. Es sind hier aber noch einige Fälle von auffälligerer Lebensweise zu erwähnen. Einmal müssen wir der Wasserspinne Argyroneta gedenken, deren eigenartiges Wasserleben wir im Abschnitt über

[1]) Daher sollen Spinnen auch auf den „Ton" einer Stimmgabel etwa, d. h. auf die Erschütterungen, reagieren, die unser Gehörorgan eben als Ton wahrnimmt. Die Stimmgabel wird von der Spinne, gleich einer Beute, angegriffen (Dekker, H., Fühlen und Hören, Kosmosbücher, Aufl. 2, S. 82).

[2]) Mancherlei Übergänge von den Gewohnheiten der Röhrenspinnen zu denen, die Netze herstellen, lassen sich beobachten. So bringt die Röhrenspinne, Tegenaria domestica, vor ihrer Röhre ein vertikales Fangnetz an, dessen einer Zipfel mit dem Gespinst des Rohres zusammenhängt. Die sehr giftige Malmignatte (Latrodectes tredecimguttatus, zu den Retitelarien gehörig), lebt zwischen Steinen oder in Erdlöchern. Über ihrem Versteck spannt sie einzelne Fangfäden aus. Was in diese gerät, wird getötet.

Atmung kennen lernen. Sie jagen im Wasser nach Wasserasseln, Insektenlarven, Wassermilben etc. Von besonderem Interesse sind die Fälle, in denen Spinnen sich an größeren Wirbeltieren vergreifen. Bekannt ist das Beispiel von der Vogelspinne Avicularia vestiaria (Tetrapneumones), die nach Bates (nach Taschenberg-Brehm) tatsächlich kleine Vögel mit Hilfe eines Gespinstes fangen, dann töten und fressen sollen. Doch dürfte es sich bei alledem nur darum handeln, daß die Spinnen eben in keiner Weise wählerisch sind und mit Hilfe ihrer hochentwickelten Fang- und Tötemittel gelegentlich solch großer Beute habhaft werden können. Nach M. S. Merian[1]) ist auch die Vogelspinne der Hauptsache nach ein Insektenfresser. Menge[2]) beobachtete „Mygale avicularia" (Avicularia vestiaria) in der Gefangenschaft: er fütterte sie im allgemeinen mit Spinnen und Asseln. Sie tötete und verzehrte aber auch einen „Gartenfrosch von 1½ Zoll Länge". Aus einem jungen Vogel (Grauammer) soll übrigens auch ein ♀ von Tegenaria domestica (Hausspinne) Blut gesogen haben, bis das Blut durch den angeschwollenen Hinterleib der Spinne hindurchschimmerte.

Wassertrinken.

Neben der Aufnahme von fester Nahrung kann man bei Spinnen auch das Trinken von Wasser beobachten: Menge setzte seiner Vogelspinne ein kleines Schälchen mit Wasser hin. Sie legte sich mit Maul und Brust darüber und sog alles Wasser auf.

Der Giftapparat der Spinnen (Fig. 200).

Wir hatten schon verschiedentlich Gelegenheit darauf hinzuweisen, daß die Spinnen ihre Beute durch Gift zu töten vermögen. Die giftführende Waffe, die hierbei zur Anwendung kommt, ist das erste Paar der Mundwerkzeuge, die Cheliceren. Diese Cheliceren bestehen bei den Spinnen je aus einem kräftigen Grundgliede und einer gegen diese einschlagbaren Klaue, an deren Spitze je ein Ausführungsgang der Giftdrüsen mündet.

Die Drüsen selbst liegen zum größten Teil auf beiden Seiten (und etwas dorsal) im Cephalothorax. Es sind sackförmige Gebilde von beträchtlicher Größe; so haben sie nach Bordas[3]) bei Latrodectes tredecimguttatus, wo sie allerdings besonders stark ausgebildet sind, bis zu 3,5 mm Länge, von ihrem hinteren, zugespitzten Ende bis zu ihrem Eintritt in das Basalglied der Chelicere. Beim Eintritt in dieses Glied verschmälert sich der Sack, nachdem er vorher eine unbedeutende blasige Erweiterung gebildet hat, ganz plötzlich und durchsetzt die Chelicere als enger, dünnwandiger Ausführungsgang. Die Wand der Drüsensäcke besitzt eine starke Muskulatur, vorwiegend longitudinaler Richtung, die aber, je nach Art, mehr oder weniger spiralig um die Säcke zieht, dergestalt ihre Entleerung bei der Kontraktion ermöglichend. (Besonders stark spiralig gewunden sind die Fasern bei Epeira)[4]). Das drüsige Epithel der Säcke besteht aus Zellen, in denen typische Sekretkügelchen nach-

[1]) Merian, M. S., De generatione et metamorphosibus Insectarum Surinamensium. Amsterdam 1719 (nach Menge).

[2]) Menge, A., Preußische Spinnen. Schr. nat. Ges. Danzig. N. F., 1866 bis 1878, S. 15.

[3]) Bordas, L. Ann. Sc. nat. Zool. (9) T. 1, 1905, p. 147.

[4]) Meckel, Müllers Arch. 1846, Schimkewitsch Ann. Sc. nat. Zool. (6) T. 17 Art. 1.

zuweisen sind (Meckel)[1]. Als körnige Zylinderzellen stellen sie nach Schimkewitsch die Ruheform dar, nehmen aber während der Sekretionstätigkeit Becherform an und das Sekret erfüllt dann die Hälfte der Zelle (Epeira).

Um das Sekret in die Beute gelangen zu lassen, muß die Klaue der Chelicere in den Körper der Beute eingestoßen werden. Hierzu ist, wie angedeutet, die Klaue gegen das Basalglied einschlagbar, nach Art eines Raubfußes; mächtige Beugemuskeln, die von der Innenwand des Basalgliedes entspringen und zur Innenkante der verbreiterten Klauenbasis ziehen, ermöglichen diesen Akt. Ein schwacher Strecker, sich an die Außenkante der Klauenbasis ansetzend, wirkt ihnen entgegen (Schimkewitsch, S. 48).

Dergestalt kann die Klaue in ein Beutetier (oder auch sonst in einen Angreifer) mit großer Gewalt eingeschlagen werden. Hält man einer Spinne ein Stäbchen hin, und es gelingt, sie zum Angriff zu reizen, so kann man sich von der Kraft des Schlages leicht überzeugen. Ist die Spitze in den Feind oder die Beute eingedrungen, so veranlaßt die Spiralmuskulatur eine Entleerung des Drüsensackes, das Gift tritt in die Wunde.

Da die Cheliceren zugleich dazu dienen, die Beute festzuhalten, so trägt häufig (z. B. bei Epeira) das Basalglied innen (wo es also als Widerlager für die Klaue dient), Furchen oder Dornen, und auch die Klaue hat nicht selten auf der Innenseite spitze Dornen (Fig. 200).

Das Spinnengift. Im Drüsensack findet man eine klebrige (Bordas bei Latrodectes) bis ölige (Kobert), wasserhelle, klare Flüssigkeit, von saurer Reaktion und sehr bitterem Geschmack (Kobert)[2]. Die Absonderung des Giftes läßt sich nach Bordas durch Reizung des Tieres hervorrufen. Taucht man einen Latrodectes in Wasser oder Alkohol, so tritt das Gift aus den Klauenspitzen, als weißliche Masse aus. Läßt man Spinnen mehrere Male hintereinander beißen, so erschöpft sich das Gift (Kobert).

Die Wirkung des Spinnengiftes auf die Beuteobjekte ist eine ungemein heftige. Gebissene Insekten verschiedenster Arten werden sofort unbeweglich, verlieren vollkommen das Vermögen, auf Reize zu reagieren und gehen schließlich zugrunde (Bordas, S. 160 bei Latrodectes)[3]. Aber das Gift wirkt keineswegs nur bei Insekten. Wir hörten von der Tötung eines Frosches, von Vögeln durch Vogelspinnen. Die Tötung von Vögeln durch Vogelspinnen konnten Burmester und Dolschall unmittelbar beobachten (nach Kobert). Aber auch für größere Tiere, die als Spinnenbeute gar nicht in Betracht kommen, ja für den Menschen ist der Biß mancher Spinnen keine gleichgültige Sache. Die meisten unserer einheimischen Spinnen mit Ausnahme der Kreuzspinne vermögen dem Menschen nicht das Geringste anzuhaben. Hingegen finden wir außerordentlich giftige Arten in der Gattung Latrodectes (L. erebus, russische Karakurte, L. tredecimguttatus Malmignatte).

Kobert fand, daß der Karakurtenextrakt, durch den Darm aufgenommen, unschädlich, aber unter die Haut oder in die Venen gespritzt, außerordentlich giftig sei, und zwar für eine große Zahl ver-

[1]) Auch Mac Leod, Bull. Acad. Belgique (2) T. 2.

[2]) Kobert, R., Beiträge zur Kenntnis der Giftspinnen. Stuttgart, F. Enke 1901.

[3]) Siehe auch Horn, A., 24. Ber. Oberhess. Ges. Giessen 1886 S. 25 nach v. Fürth. Momentaner Tod kleiner Tiere nach Spinnenbiß.

schiedener Säuger, die er untersuchte. Bei intravenöser Injektion ist schon eine Menge des Extraktes, die nur 1,7 mg organischer Substanz enthält, nach längerer Zeit (pro 1 kg Versuchstier) für Katzen tödlich. Mit 4,4 mg Organischem pro kg Katze, kann man eine kräftige Katze innerhalb 28 Minuten töten. Junge Tiere lieferten noch intensiver wirkende Extrakte. Nach zahlreichen Angaben russischer (etc.) Ärzte kann der Karakurtenbiß auch beim Menschen außerordentlich schwere Erscheinungen, ja den Tod verursachen.

Aus klinischen Berichten sowie aus Tierversuchen „geht hervor, daß die Karakurte ein Gift enthält, welches das Herz und das Zentralnervensystem, mit oder ohne vorherige Erregung der motorischen Zentren, lähmt. Ist die Menge des Giftes, welche in direkte Berührung mit dem Blute kommt, groß, so kann es auch noch zu Hämolyse und Gefäßthrombose kommen. . . . . Seiner chemischen Natur nach ist das Gift weder ein Alkaloid, noch eine Säure, sondern ein Gifteiweiß oder ein giftiges Enzym, welches mit gewissen anderen tierischen Giften, namentlich mit dem Skorpiongifte einige Ähnlichkeit besitzt. Beide Gifte können unter Umständen tetanische Krämpfe hervorrufen, beide können allgemeine Erstarrung sowie . . . Erektion des männlichen Gliedes herbeiführen" (Kobert, S. 170).

Wesentlich harmloser ist die Malmignatte: Bordas (l. c. S. 160) ließ sich von einem Exemplar dieser Art beißen, konnte aber nur lokale Erscheinungen feststellen.

Daß aber auch unsere Kreuzspinne (Epeira diademata) nicht so ganz harmlos sein kann, lehrten Koberts Versuche mit Extrakten, die zeigten, daß das Gift dieser Tiere demjenigen der Karakurte durchaus analog sei, nur eben in seiner Wirkung schwächer: Ein Extrakt, der 5,6 mg organischer Substanz enthält, wirkt pro 1 kg Katze tödlich. (Herz- und Atemstillstand)[1]). Eine erwachsene ♀ Kreuzspinne sei imstande, Gift zu liefern, hinreichend, um bei intravenöser Injektion etwa 1000 halbwüchsige Katzen zu töten.

Angaben über nennenswerte Schädigung von Menschen durch Kreuzspinnenbiß liegen nicht vor. Bertkau ließ sich beißen, fand den Biß schmerzhaft, doch nicht von irgendwelchen Allgemeinerscheinungen begleitet. Viel weniger harmlos ist der Biß einer Spinne, die in der Schweiz, Italien und Frankreich vorkommt, von Bertkau aber auch in der Nähe von Bingen gefunden wurde: Chiracanthium nutrix. Ihr Biß ist nicht nur ungemein schmerzhaft, sondern es treten auch beim Menschen Störungen des Allgemeinbefindens, z. B. Schüttelfröste auf[2]).

Gegen das Spinnengift kann Immunisierung eintreten (Kobert, Sachs)[3]).

[1]) Hämolytische Wirkung: Sachs, Hans, Beitr. chem. Physiol. Pathol. Bd. 2, 1902, S. 125.

[2]) Bertkau, Sitz.-Ber. nat. Ver. Rheinl. Westfal. Bonn 1891, S. 89; Forel, A., Bull. Soc. Vaudoise Vol. 14, p. 30 (n. Kobert); Grube, E., 56. Jahresvers. Schles. Ges. vaterl. Kultur 1878, S. 117.

[3]) Wir mußten uns im vorstehenden auf einige interessante Punkte aus der Fülle des, über Spinnengift in der Literatur gebotenen Materials beschränken. Genaueres findet der Leser bei Kobert und v. Fürth. Hier einige neuere Arbeiten: Mitchell, C. Ainsworth, Knowledge N. S. Vol. 2, 1905, p. 298, Vol. 3, 1906, p. 317, 353. Wilson, Wm. H., Rec. Egypt. Gov. School Med. Nr. 1, p. 141. Spindler, W. N. und G. Katz, Zeitschr. Krankenpflege, Jahrg. 9, 1904, S. 297 (Karakurte).

b) Die Nahrungsaufnahme bei den echten Spinnen.

Neben den Cheliceren kommt auch das zweite Paar Mundwerkzeuge, die Pedipalpen, bei der Nahrungsaufnahme zur Verwendung. Ihr Basal- oder Hüftglied dient als „Kaulade", während die fünf hierauf folgenden Glieder den eigentlichen „Taster" bilden (Fig. 200). Das fünfte (distalste) dieser Glieder ist beim Männchen verdickt und dient der Begattung.

Daß die Spinnen ihre Beute nicht eigentlich in Bissen zerlegen, ist eine längst bekannte Tatsache: Sie „saugen" die gefangenen Tiere aus. Hierbei dachte man an ein Aussaugen der Körpersäfte. Die älteren Autoren[1]), vor allem Plateau[2]), meinten, daß die Spinnen ihre Beute mit den Kauladen der Pedipalpen kneteten und den Rest, nachdem sie den Saft ausgedrückt und aufgesogen haben, wegwürfen. Argyroneta, mit einer Fliege gefüttert, zerteilt das Opfer, saugt es aus und befestigt mit Spinnfäden die Reste über dem Wasser an der Wand des Gefäßes, in dem sie gehalten wurde. Auch Tegenaria, Amaurobius und Epeira saugen die Beuteinsekten lediglich aus. A. Menge[3]) freilich hatte an der, von ihm in Gefangenschaft gehaltenen Vogelspinne beobachtet, daß sie den verfütterten Gartenfrosch zu einem Brei zerkaut, und ihn dann „mit Haut und Knochen verschluckt". Haut und Knochen werden später in Stücken bis zu 6,5 mm Länge (3 Linien), mit ihren Exkrementen wieder ausgestoßen.

Außenverdauung. Durch Bertkaus[4]) schöne Untersuchungen steht heute fest, daß es sich nicht um Säftesaugen, sondern um eine Verflüssigung des Beutefleisches außerhalb des Körpers des Räubers handelt („Außenverdauung"). Bertkau sagt (S. 231): „Während eine bloß getötete Fliege noch nach Jahren die vertrockneten Muskeln und andere eingetrocknete Teile deutlich erkennen lässt, zeigt eine, von einer Spinne „ausgesogene" Fliege nur die ganz leere Chitinhülle. . . Einem Amaurobius, der etwa 10 Minuten lang an einer Musca vomitoria, und zwar am Thorax gesogen hatte, nahm ich die Beute weg und überzeugte mich, daß der größte Teil der kräftigen Thoraxmuskulatur noch unverändert war. Nach 6 Stunden bereits war aber die gesamte Thoraxmuskulatur in eine einzige zähflüssige Masse verwandelt, in der die Tracheenintimae die einzigen unveränderten festen Teile waren."

Ob die Tatsache, nach Menges Beobachtung, daß der Frosch durch die Vogelspinne zu einem Brei „zerkaut" wurde, auch durch Außenverdauung zu erklären ist, kann derzeit noch nicht gesagt werden; seltsam ist es, daß die Spinne, trotzdem sie sich den leicht verschluckbaren Brei herstellt, auch Knochen aufnimmt. Hier wären Nachuntersuchungen erwünscht.

Bertkaus Untersuchungen fanden volle Bestätigung durch Westberg (1900)[5]), der Bertkaus Arbeiten nicht kannte. Er legte mehr

---

[1]) Dorthes, Transact. Linn. Soc. London T. 2, 1792, p. 81; Dugès, Traité de physiologie comparée Paris 1838, T. 2, p. 325; Menge, Neueste Schrift. nat. Ges. Danzig Bd. 4, 1843, S. 19.

[2]) Plateau, F., Bull. Acad. Belgique (2) T. 44, 1877, p. 477.

[3]) Menge, A., Preußische Spinnen, Schr. nat. Ges. Danzig N. F. 1866 bis 1878.

[4]) Bertkau, Ph., Arch. mikr. Anat. Bd. 23, 1884, S. 214. Daß die Spinnen auch Säfte saugen können, lehrt der mitgeteilte Fall, in dem eine Tegenaria von einem jungen Vogel Blut gesogen haben soll.

[5]) Westberg, P., Korrespondenzbl. Nat. Ver. Riga, Bd. 43, 1900, S. 91.

oder weniger weitgehend ausgesogene Fliegen auf gekochtes Eiereiweiß und verschiedenartige Fleischstücke und wies die lösende Wirkung nach; sie waren also mit Ferment durchsetzt worden, einem Ferment, das, nach der Reaktion der genannten Fliegen zu schließen, alkalisch reagiert, gekochtes Eiereiweiß leicht, rohes Kalbfleisch weniger leicht, halb rohes Rindfleisch aber nur schwer verdaut. Die elastischen Elemente des Fleisches scheinen der Verdauung völlig zu widerstehen (gleiches Verhalten bei der Außenverdauung durch Carabus, einen Käfer).

Die Mahlzeit einer Kreuzspinne gestaltet sich nach Westberg folgendermaßen: Die Beutefliege, umsponnen (zur besseren Fixierung) oder nicht, wird von den Pedipalpen gehalten. Das Objekt wird dann reichlich mit „Speichel" begossen, zwischen ihm und der Stirn der Spinne sammelt sich ein ganzer Flüssigkeitstropfen an. Die Chelicerenklauen dringen nun in die Beute ein und ziehen sie in den Mund, indem sie sich nach innen einschlagen; darauf schiebt der Bissen sich wieder ganz aus dem Munde hervor, die Klauen fassen ihn an einer anderen Stelle, während er von den Tastern gedreht und gewendet wird, und pressen ihn wieder in die Mundöffnung hinein, und so geht es in einem fort. Der Bissen wird dabei allmählich kleiner und kompakter; er kann dann auch von den Unterkiefern gehalten werden und ganz im Munde verschwinden. Schließlich wird er als ganz kleiner Chitinrest von der Größe eines Fliegenkopfes von Taster und Beinen zwischen den Unterkiefern herausgeschoben (fast wörtlich). „Von einem eigentlichen Kauen, Zerkleinern und Zerreiben mit den Kiefern, wie es die Insekten mit beißenden Mundteilen tun, ist nichts wahrzunehmen; der Vorgang erinnert vielmehr an das Behandeln eines Krümchens fester Speise von seiten einer Stubenfliege: hier wie dort wird der Bissen unter fortwährendem Hin- und Herwälzen mit Speichel befeuchtet, gelöst und die Lösung aufgesogen." Die Aufnahme einer Fliege durch eine Kreuzspinne nimmt etwa durchschnittlich 2 Stunden in Anspruch.

c) Wo stammt das Ferment (der „Speichel") her, der die Außenverdauung leistet?

Die „Speicheldrüsen" der Spinnen.

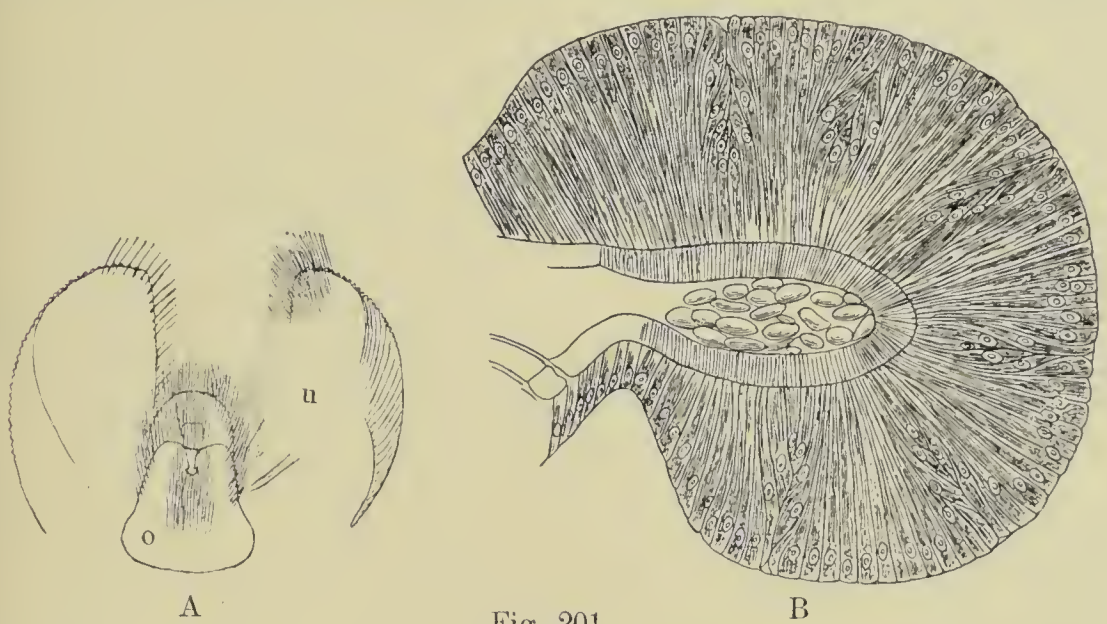
Wie in den meisten anderen Fällen von Außenverdauung ist es recht wohl möglich, und es wird schwer das Gegenteil zu beweisen sein, daß der in Frage kommende, lösende Saft, wenigstens teilweise, den eigentlichen Mitteldarmgebilden entstammt, und auf die Beute gespieen wird. Bertkau, ursprünglich dieser Ansicht zuneigend (daß das Chelicerengift keine Fermente enthält, hatte sich feststellen lassen), suchte in einer späteren Untersuchung nach „Speicheldrüsen", die für die Bereitung einer Protease verantwortlich gemacht werden könnten und war hierbei erfolgreich. Westberg hat keine hierher gehörigen Versuche gemacht.

Folgende Drüsen wurden beschrieben, die in der Nähe des Mundes sich ins Freie öffnen sollen (abgesehen von den Giftdrüsen):

1. Eine Oberlippendrüse,
2. eine Pharynxdrüse,
3. eine Pedipalpendrüse,
4. (nur bei Epeira diadematа) eine in den hinteren Pharynx mündende schlauchförmige Drüse.

Von diesen müssen wir die Pharynxdrüsen (Nr. 2, und Nr. 4 bei Epeira, beide durch Plateau[1]) beschrieben) streichen, da für die erstere Bertkau, für letztere Schimkewitsch[2]) die Drüsennatur völlig in Abrede stellten.

1. Die Oberlippendrüse. Sie wurde von Wasmann[3]) gefunden und später eingehend von Schimkewitsch (l. c. S. 41) bei Epeira und von Bertkau (S. 42) bei Atypus untersucht. In der Oberlippe, an ihrem höchsten Punkte, befindet sich eine Einstülpung; sie ist statt mit einfachen Hypodermiszellen, mit Drüsenzellen ausgekleidet, die durch Septen zu einer Anzahl von Einzellappen gruppiert sind. Der durch die Chitineinstülpung entstandene Raum stellt im Querschnitt einen linsenförmigen (Atypus) oder hufeisenförmigen (Epeira) Spalt dar, derart, daß er von oben nach unten zusammengedrückt erscheint, aber ansehn-



A Fig. 201. B

A Amaurobius ferox. Oberlippe (o) und Unterkiefer (u) von oben gesehen. An jener bemerkt man die von einem 4-eckigen Lappen bedeckte Einstülpung, die zur Oberlippendrüse führt. Der rechte Unterkiefer, etwas zur Seite geschlagen, läßt an seiner Innerseite die „Siebplatte“ erkennen. B Atypus. Sagittalschnitt durch die Oberlippendrüse (nach Bertkau aus Biedermann).

liche Breite aufweist. Der Eingang der Drüse wird durch einen zungen- oder wurmförmigen Fortsatz der Oberlippe verdeckt. Die Drüsenzellen sind lange, schmale Elemente, an deren Basis das Plasma körnig ist. an deren Spitze es aber klar und nur von einzelnen Fäden durchzogen erscheint. Die Ausführgänge der Zellen durchbohren das Chitin (Fig. 201).

Wasmann und nach ihm Siebold sahen die Drüse, ihrer Lage wegen, als „Speicheldrüse“ an; daß ihr Sekret bei der Nahrungsaufnahme irgend eine Rolle spielt, ist ja nicht auszuschließen. Das Organ ist jedoch sehr klein und es ist kaum anzunehmen, daß seine Rolle sehr wichtig sei.

2. Die Unterkieferdrüsen. Sie wurden zuerst von V. Graber[4]) gesehen, später, außer von Campbell[5]), und Schimkewitsch (S. 42

[1]) Plateau, F., Bull. Acad. Belgique (2), T. 44, p. 129 und p. 323.
[2]) Schimkewitsch, W., Ann. Sc. nat. Zool. (6), T. 17, Nr. 1.
[3]) Wasmann, A., Abh. nat. Ver. Hamburg, Bd. 1, 1846, S. 130.
[4]) Graber, V., Die Insekten 1. München 1877.
[5]) Maule-Campbell, Journ. Linn. Soc. London, Zoöl. Vol. 15, 1880, p. 155.

bei Epeira und Pholcus), von Bertkau (S. 427) zunächst bei Atypus beschrieben. „Bei Atypus liegen sie an der Innenseite, in der oberen Hälfte der langgestreckten Unterkiefer, am reichlichsten und vollkommensten im Basalteil entwickelt, in schwächeren Andeutungen aber auch bis fast zur Spitze reichend." Es sind einzelne Drüsensäcke („Acini", sagt Schimkewitsch bei Epeira), deren Zahl je nach Art und Alter des Individuums schwankt. So zählt Schimkewitsch bei jungen Kreuzspinnen je 3, bei Erwachsenen bis zu 9 Acini. Bei Tegenaria atrica waren hingegen bis an 70 Mündungen zu zählen.

Bau der Drüsen (an der Pedipalpenbasis bei Atypus, nach Bertkau). Die Drüsenzellen sind um eine Intima geordnet, welche distal in den chitinisierten Ausführgang übergeht. Die Drüsenzellen sind ungemein lang. Wieder sammelt sich das Sekret in der Gegend der Front, innerhalb der Zellen an, deren Basis körniges Plasma aufweist. Jenes Sekret gerinnt in absolutem Alkohol, löst sich aber in Glyzerin. Bei anderen Arten sind die Dinge ganz ähnlich (Epeira, Schimkewitsch, Ocyale mirabilis, Bertkau).

Die Mündungen der Drüsensäcke stehen entweder einzeln auf dem Basalglied des Unterkiefers (Atypus, Epeira), oder sie sind zu einer Siebplatte vereinigt (Amaurobius, Fig. 201 A).

Physiologie der Pedipalpendrüsen. Diese Unterkieferdrüsen liefern nun, wie Bertkau sich in seiner zweiten Arbeit (Arch. mikr. Anat. Bd. 24, S. 433) überzeugte, ein eiweißlösendes Ferment, dem der Autor die Außenverdauung zuschreibt[1]).

Die Unterkiefer von zwei Tarantula inquilina ♀ wurden zerquetscht und mit destilliertem Wasser extrahiert. In den Extrakt kam eine Hälfte des Thorax von Musca vomitoria, dessen andere Hälfte zur Kontrolle in reines, destilliertes Wasser gelegt wurde. Nach 12 Stunden zeigten die, dem Extrakte ausgesetzten Muskeln, Andeutungen von Zerfall und nach weiteren 12 Stunden waren sie in eine zähe, breiige Masse verwandelt. Das Kontrollpräparat war unverändert. Bei anderen Spinnenarten konnte das Resultat bestätigt werden. Es wäre recht wohl denkbar, daß das Sekret dieser Drüsen, sicherlich wirksamer als der Extrakt, im Verein mit den Knetbewegungen der Unterkiefer (und vielleicht auch der Oberkiefer), das Fleisch der Beute zu Brei löst, flüssig genug, um durch einen Saugakt durch den engen Ösophagus aufgenommen zu werden.

Amylase konnte Bertkau in der „Speicheldrüse" nicht nachweisen[2]).

d) „Geschmacksorgane" beschreibt Bertkau (S. 434) bei Amaurobius und Micrommata, die er gelegentlich als Sinneshaare (innervierte „Chitinröhrchen") am Unterkiefer fand.

---

[1]) Die Frage, ob auch der Saft der Mitteldarmgebilde sich an der Außenverdauung beteiligt, soll im folgenden nicht weiter diskutiert werden.

[2]) Erwähnt sei, daß von manchen Autoren dem Pedipalpendrüsensekret eine Rolle bei der Begattung zugeschrieben wird (Anfeuchten des Spermas im Kolben des Tasterendgliedes (z. B. Dahl, F., Schrift. nat. Ver. Schleswig-Holstein, Bd. 5, 1883, S. 15; auf S. 18). Keinesfalls kann das aber, falls die Angabe überhaupt stimmt, die einzige Funktion der Drüsen sein, da sie auch dem ♀ nicht fehlen.

C. Der Vorderdarm der Arachnoiden mit Ausnahme der Milben.

1. **Phalangiden und Skorpione**[1]). Über die Funktion des Vorderdarms bei Phalangiden und Skorpionen ist so gut wie nichts bekannt. Komplizierte Saugvorrichtungen, wie wir sie bei den echten Spinnen erwarten dürfen und sogleich kennen lernen werden, kommen hier nicht vor; handelt es sich doch, wie wir hörten, um Tiere, die ihre Nahrung zerkauen, nicht aber einsaugen. Bei beiden Gruppen folgt auf den Mund ein Pharynx (spindelförmig, Skorpione), der stark mit Muskeln versehen ist. Dann kommt der Ösophagus, der sich kurz vor dem Übergang zum Mitteldarm zu einem Kropf (Jabot) erweitert. Bei den Skorpionen nimmt der Kropf die Ausführgänge zweier bedeutender Speicheldrüsen auf, deren Funktion unbekannt ist (Fig. 204, sd). Jedenfalls beobachtet A. Schneider[2]) eine „reichliche Aufwendung" von Speichel bei der Nahrungsaufnahme.

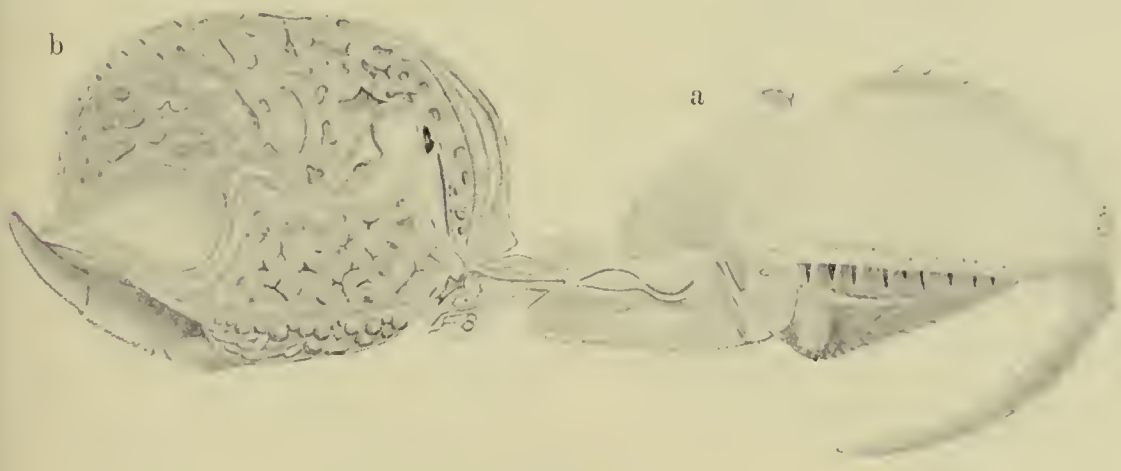


Fig. 202.

Atypus. Sagittalschnitt, linke Körperhälfte. Der Verdauungskanal ist ganz gezeichnet. An der stark erweiterten höchsten Stelle des Darmes sieht man die beiden Öffnungen zu dem linken Paar der Hauptausführgänge der Abdominaldrüse, deren Verzweigungen den Darm im Abdomen umgeben. Am Ende des Darmes, vor dem After sieht man, über ihm, die geräumige Kloake. a Cephalothorax, b Abdomen (n. Bertkau).

Nahrungsbrocken durchwandern den Ösophagus der Phalangiden schnell, ohne im Kropf zeitweise gespeichert zu werden.

2. **Die Araneiden** (Fig. 202). Der Vorderdarm der echten Spinnen läßt folgende Teile erkennen: Mundhöhle (Bertkau)[3]) oder, wie Plateau[4]) und Schimkewitsch[5]) wohl richtiger sagen: Pharynx, dann Ösophagus und statt eines einfachen, nur eben angedeuteten Kropfes, jener unbedeutenden Erweiterung des Ösophagus bei Phalangiden und Skorpionen, einen komplizierten Saugmagen. Hier wie bei Phalangiden und Skorpionen sind alle Vorderdarmteile kutikularisiert.

[1]) Anatomisches nach Plateau und J. C. C. Loman.
[2]) Schneider, A., Nat. Wochenschr., Bd. 23, 1908.
[3]) Bertkau, Arch. mikr. Anat., Bd. 24, S. 399.
[4]) Plateau, F., Bull. Acad. Belgique (2), T. 44, 1877, p. 140.
[5]) Schimkewitsch, Ann. Sc. nat. Zool. (6), T. 17, Nr. 1.

Die Mundöffnung „ist eine nach unten gebogene Querspalte zwischen Unter- und Oberlippe[1]) und ist ziemlich verdeckt durch die Unterkiefer, zum Teil auch durch die Oberkiefer“ (Bertkau).

Der Mund führt in den Pharynx. Es ist ein gerades, schräg nach hinten und oben aufsteigendes Rohr, das zwischen zwei Chitinplatten zu einem, im Querschnitt etwa halbmondförmigen Spalt zusammengedrückt erscheint. Beide Platten sind mit nach vorn gerichteten Zähnchen oder Borsten dicht besetzt (Bertkau, S. 400; Plateau, S. 141; Schimkewitsch, S. 51), die (vielleicht im Verein mit anderen Komplikationen im Bau der Platten, die wir übergehen) offenbar die zu saugende Nahrung zu sieben berufen sind[2]). Die Platten sind an ihren Rändern untereinander, und vorn mit den Lippen, durch zarte Haut verbunden.

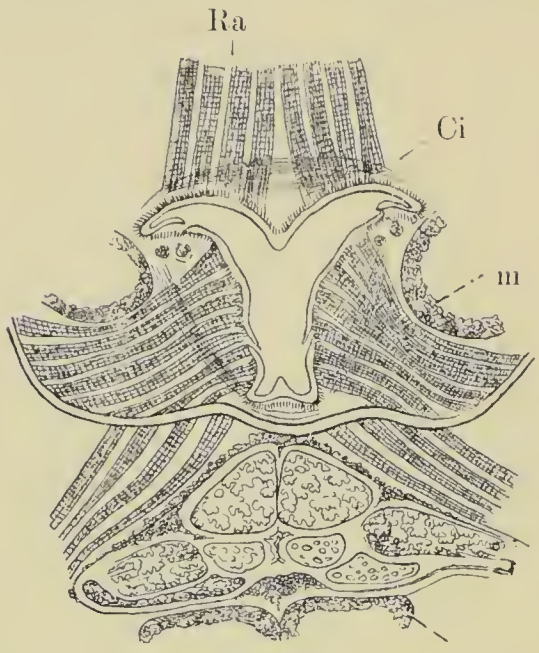


Fig. 203.

Epeira diadematа. Querschnitt durch den Saugmagen mit seinen Muskeln deren Wirkung ohne weiteres ersichtlich, stärker vergrößert. m Magenblindschläuche, Ra Radiärmuskeln (Dilatatoren), Ci Zirkulärmuskeln (Konstriktoren) (nach Vogt und Yung aus Biedermann).

Der Ösophagus. Der Kanal biegt etwa rechtwinkelig nach hinten um, und es beginnt der enge Ösophagus, der nach unten zu verläuft, das Zentralnervensystem durchbohrt, dann sich wieder nach oben wendet; er erweitert sich (dicht vor der Rückengrube) zum Saugapparat.

Der Saugmagen (Fig. 203) hat im erweiterten Zustande einen etwa viereckigen Querschnitt. Es können jedoch die vier Wände derartig gekrümmt, nach innen gedrückt werden, daß der Querschnitt des Saugmagens etwa die Form eines X annimmt. Daß hierbei das Lumen auf ein Minimum reduziert wird, und, bei entsprechender Anordnung und Ausbildung der Muskulatur, eine kräftige Pumpwirkung möglich ist, leuchtet ein.

Die Muskulatur. Der ganze Vorderdarm besitzt zu seiner Erweiterung eine radiär gestellte Muskulatur, die von der Wand des Cephalothorax entspringt. Diese Muskeln erfahren im Bereiche des Saugmagens ihre größte Ausbildung, als dessen Dilatatoren (Ra).

Denken wir uns das Lumen des erweiterten Saugmagens als Viereck, so sind es die obere und die beiden seitlichen Wände, an die sich Muskeln ansetzen, nicht aber an die schmale untere Wand. Wir haben also einen oberen und zwei seitliche Muskeln. Der obere entspringt von der Rückenwand des Cephalothorax, die beiden Seitenmuskeln vom sog. Endo-

[1]) Beide Lippen sind auch hier Chitinplatten, die als Fortsetzung des körperbedeckenden Chitins anzusehen sind (Die Unterlippe eine Fortsetzung des „Brustbeins“).

[2]) Solche Siebe, gebildet durch Transversalreihen von Haaren, beschreibt auch H. M. Bernard am Eingang des Ösophagus bei echten Spinnen; bei Solifugiden (Galeodiden) umstellen derartige Haare den Mund. (Trans. Linn. Soc. London, Vol. 6, 1896, p. 305.)

skelett, einem Chitinskelettstück, das sich im Innern des Cephalothorax befindet, diesen in zwei Etagen zerlegend.

Als Konstriktoren (Fig. 203 Ci) dienen Ringmuskeln, die in bestimmten Abständen voneinander, als etwa 12 einzelne Ringe verlaufen und sich jeweilig an die vier Längskanten des Apparates ansetzen (im Querschnitt also an die Ecken des Viereckes), diese miteinander verbindend. Sie spannen sich wie Sehnen über den Bogen, den die Wände in gekrümmtem Zustande in das Innere des Lumens beschreiben; die Verkürzung der Muskeln verstärkt die Krümmung der Wände: verkleinert das Lumen des Saugapparates. Es ist möglich, daß am Saugakte sich Pharynx und Ösophagus (letzterer bei seiner Enge, auch durch Kapillarität, Plateau) beteiligen, sicherlich aber spielt der mächtige Saugmagen die Hauptrolle. Der Pumpakt selbst geschieht nicht, wie bei einer Saugpumpe durch abwechselndes Erweitern und Verengern des Gesamtorgans; hierzu wären Ventile nötig, nach denen schon Plateau vergeblich suchte: Peristaltische Bewegungen, die von vorn nach hinten laufen, ermöglichen auch ohne besonderes Ventil den Pumpakt. „Diese rhythmischen Bewegungen wiederholen sich namentlich beim Trinken in ununterbrochener Folge, so daß trotz der Enge des Schlundes selbst ein größerer Tropfen innerhalb 2—3 Minuten aufgesogen ist“ (Bertkau nach Untersuchungen an der durchscheinenden Micrommata).

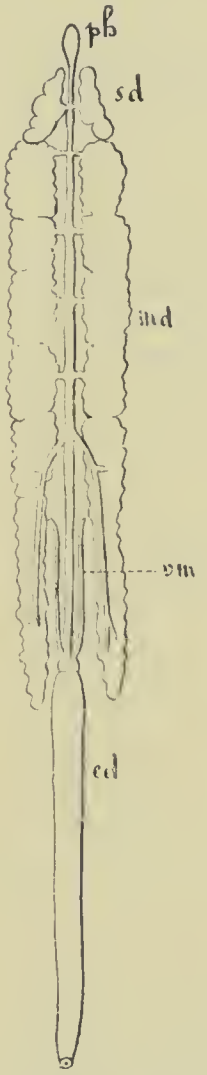


Fig. 204.
Darmkanal des Skorpions (n. Newport). ph Pharynx, sd Speicheldrüsen, md Mitteldarmdivertikel, vm Malpighische Gefässe, ed Enddarm (aus Biedermann).

D. Die Mitteldarmgebilde und die Mitteldarmverdauung bei Arachnoiden mit Ausnahme der Milben.

1. Bau der Mitteldarmgebilde.

Die Mitteldarmgebilde der Arachnoiden entsprechen folgendem Schema: Ein einfaches, gerades Rohr, das aus dem Ösophagus, richtiger dessen Erweiterung, dem Kropf oder Saugmagen entspringt, und hinten in den Enddarm übergeht. In seinem Verlauf treibt dieses Mitteldarmrohr verschiedenartige Blindschläuche, auf die wir bei einzelnen Gruppen eingehen werden. Von den Ordnungen, die uns hier beschäftigen (Skorpionen, Phalangiden und Araneiden) verhalten sich die Phalangiden wohl am einfachsten [1]).

Hier ist der Mitteldarm ein weiter Sack mit dicken Wänden, in welchen die Blinddärme münden, die den Mitteldarm oben und auf seinen Seiten umgeben (Phalangium, Leiobunus und Opilio [2])). Einige der Blinddärme lassen sich bis in die Basalglieder der Beine verfolgen.

[1]) Plateau, F., Bull. Acad. Belgique, Ann. 45 (2), T. 42, 1876, p. 719; Loman, J. C. C., Bijdrage tot de Anatomie der Phalangiden. Acad. proefschr. (Inaug.-Diss.), Fac. Wis. Nat. Amsterdam 1881.

[2]) Die Zahl der Mündungen wird von verschiedenen Autoren verschieden angegeben. Loman spricht von 4 Paar seitlichen Spalten, Plateau von 6 dorsalen Öffnungen etc.

Ganz ähnlich verläuft bei den Skorpionen[1]) der Darm vom Kropf an, als einfaches gerades Rohr durch Abdomen und Postabdomen, bis zu dessen vorletztem Segment. Als Mitteldarm bezeichnet Guieysse den Teil, der im eigentlichen Abdomen verläuft, während der Rest etwa dem Enddarm der Crustaceen vergleichbar wäre. Doch nimmt er hier die für die Tracheaten charakteristische Niere, die Malpighischen Gefäße auf (Fig. 204).

In den Mitteldarm mündet ganz wie bei den Phalangiden eine Anzahl Cöka („Leber" oder „Hepatopankreas" genannt, md). Dieses Blindschlauchsystem stellt hier eine große braungelbe Masse dar, welche den

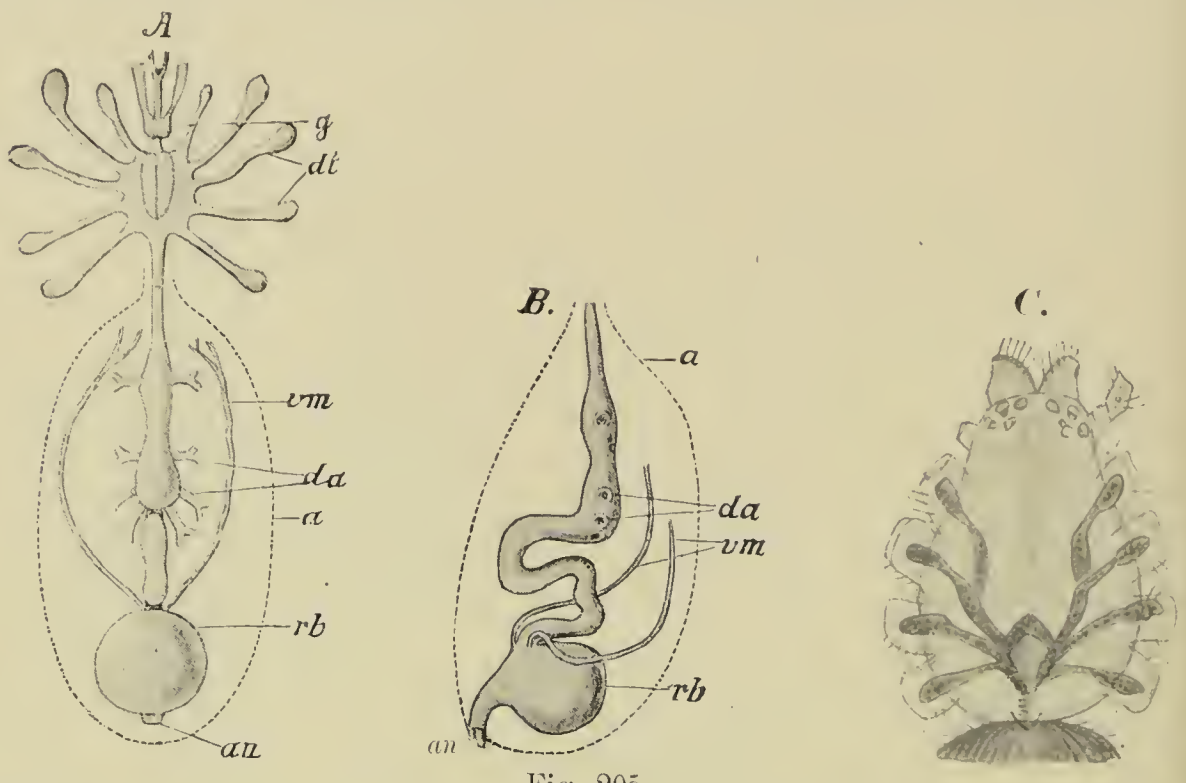


Fig. 205.

A Verdauungsapparat von Nemesia caementaria (nach Dugès, in Cuvier, Règne animal). B sein abdominaler Teil, von der Seite. In den zwei Figuren bedeutet: g Gehirn, dt Darmdivertikel des Thorax; da Darmdivertikel (Leber-Abdominaldrüse) des Abdomens, nur die Mündungen in den abdominalen Mitteldarm sind gezeichnet; vm Malpighische Gefäße; rb Rektalblase (Kloake), in welche sowohl der Darm als die Malpighischen Gefässe einmünden, an After. C. Tegenaria domestica. Der Thoraxabschnitt des Mitteldarmes (Magen) mit seinen dottergefüllten Divertikeln bei einem ganz jungen Exemplar (nach Plateau, aus Biedermann).

Mitteldarm im eigentlichen Abdomen umgibt und welche mit zahlreichen Kanälen in diesen Darmteil mündet. Die Drüse selbst besteht natürlich auch hier aus Einzelschläuchen, die aber untereinander zu einem gelappten, einheitlichen Organ verbunden sind; dieses Organ füllt das eigentliche Abdomen fast völlig aus, nur dorsal in der Mitte läßt es eine Rinne für das Herz frei.

Die Araneiden. Die kompliziertesten Verhältnisse finden wir bei den echten Spinnen[2]). Abdomen und Cephalothorax sind scharf

[1]) Guicysse, A., Arch. Anat. microsc. T. 10, 1908, p. 123.

[2]) Nach Plateau, F., Bull. Acad. Belgique Ann. 46 (2), T. 44, p. 129 und 323; Schimkewitsch, W., Ann. Sc. nat. Zool. (6), T. 17, Nr. 1; Bertkau, Ph. Arch. mikr. Anat. Bd. 24, 1885, p. 398.

voneinander abgesetzt und nur durch einen, zum Abdomen gehörigen, vom Darm durchsetzten Stiel verbunden. In beiden genannten Körperabschnitten befinden sich Teile des Mitteldarms, in beiden bildet der Mitteldarm blinde Anhänge (Fig. 202, 205).

1. Der Mitteldarmteil des Kopfbrustabschnittes mit seinen Anhängen. Hinter dem Saugmagen entsendet der Mitteldarm (meist aus einer Erweiterung) rechts und links je einen horizontalen Blindschlauch; jeder umspannt, etwa einen Halbkreis beschreibend, die zugehörige Seite des Saugmagens, so daß beide Schläuche zusammen etwa einen Ring bilden. Dieser Ring wird dadurch vervollkommnet, daß in vielen Fällen die Enden der beiden Schläuche miteinander sich vereinigen, ja daß zuweilen die Lumina beider Schläuche an der Vereinigungsstelle in einander übergehen (Tegenaria domestica und andere, Bertkau, während bei Epeira z. B. die Verbindung beider Schläuche nur durch den Peritonealüberzug bewerkstelligt wird, Schimkewitsch).

Aus dem Ringe entspringt nun jederseits stets eine Anzahl (4 oder 5) sekundärer Blindschläuche. Vier davon (die vier hinteren, wenn fünf vorhanden sind) dringen in die Höhlung der Hüftglieder der vier Beinpaare; sie können auch ventrale Fortsätze entsenden (Fig. 205, C)[1]).

2. Der abdominale Abschnitt. Der Darm durchsetzt den Stiel des Abdomens und läuft nun mit einer leichten Kurve nach oben durch diesen Körperteil. Am Höhepunkt dieser Kurve findet sich eine Erweiterung, in welche die „Lebergänge" durch große Öffnungen münden.

Die Angaben über die Zahl dieser Mündungen weichen sehr weitgehend voneinander ab. Plateau findet in der Regel ihrer 4, zuweilen 6 (Argyroneta) und 8 (einige Epeiriden). Schimkewitsch findet bei ganz jungen Epeiren 3 Paar große seitliche Darmdivertikel, die er als die späteren eigentlichen Lebergänge ansieht; alle anderen Divertikel, welche sich späterhin noch bilden, sollen lediglich isolierte Acini darstellen. Dugès (in Cuviers règne animal) beschreibt bei der Minierspinne (Nemesia oder Cteniza caementaria) 4 Paar Mündungen (siehe Fig. 205 A, B, da).

Bertkau[2]) überzeugt sich an Schnittserien bei Tegenaria, Trochosa, Artanes und Segestria, daß fünf Hauptausführgänge vorhanden sind, zwei seitliche Paare und eine unpaare, ventrale, ganz vorn am Stiel gelegene Mündung. Aber auch hier (wie bei Epeira) sind viele kleinere, sekundäre Divertikel vorhanden, die in frühester Jugend offenbar noch fehlen.

Der große Unterschied zwischen den Blinddärmen des Cephalothorax und diesem System blinder Schläuche („Leber", richtiger Abdominaldrüse) im Abdomen, besteht darin, daß die Thoraxcöka untereinander, in ihrem Verlaufe, in keiner Weise zusammenhängen, sondern durch Organe und Teile des Endoskeletts voneinander getrennt sind und daß sie keine nennenswerte weitere Gliederung erfahren. Im Hinterleib aber bildet jeder Hauptgang noch weitere Ausstülpungen zweiter, dritter und noch höherer Ordnung, und alle diese werden durch ein, nur hier vorkommendes Zwischengewebe zu einer kompakten Masse vereinigt, die außerdem gegen die übrigen Organe noch durch eine besondere Haut abgegrenzt ist (Bertkau, Bd. 24, S. 408, Fig. 202).

[1]) Abweichungen von diesem Schema, bei manchen Arten, können uns hier nicht beschäftigen. Insbesondere sind die 3 Paar Cöka im Cephalothorax von Atypus nicht unwesentlich anders angeordnet.

[2]) Bertkau, Ph., Arch. mikr. Anat. Bd. 23, 1884, S. 214.

Der größere Teil dieser „Abdominaldrüse" liegt in der Rückenhälfte des Hinterleibes unmittelbar bis unter dessen Haut reichend, den Darm allseitig umhüllend; unter dem Darm ist sie nur zu einer dünnen Lage entwickelt. Das Rückengefäß teilt die Drüsenmasse in zwei symmetrische Hälften. Ein kleiner, medianer, ventraler Teil ist als besonderer Lappen von dem übrigen Organe durch Spinngefäße und Geschlechtsorgane getrennt (Bertkau, Bd. 23, S. 215).

2. Die Physiologie der Mitteldarmgebilde bei den Arachnoiden mit Ausnahme der Milben.

Der verdauende Saft.

Die Nahrung, welche in den Mitteldarm getreten ist, wird hier nun der Einwirkung des verdauenden Saftes ausgesetzt. Wir haben zunächst diesen Saft kennen zu lernen.

Der Habitus des Saftes. Über die allgemeinen Eigenschaften des verdauenden Saftes bei Arachnoiden ist wenig bekannt, da man meist Extrakte untersucht hat: der Saft ist schwer erhältlich. Plateau macht für echte Spinnen folgende Angaben (Bull. Acad. Belgique (2) T. 44, p. 493): Der filtrierte Extrakt der „Spinnenleber", so gut wie der Inhalt des abdominalen Mitteldarms (unter dem Mikroskop betrachtet) ist im allgemeinen gelblich, bei Epeira umbratica aber grün. Im normalen Mitteldarmsaft sieht man abgestoßene, kugelige Epithelzellen, mit feinen gefärbten Körnchen, ferner zahlreiche Fetttröpfchen, aber keine Krystalle.

Die Reaktion des Saftes: Phalangiden. Plateau (Bull. Acad. Belgique (2) T. 42, p. 732) schneidet den Mitteldarm (ohne Cöka) auf, wäscht ihn und bringt ihn auf eine Glasplatte, um ihn selbst mit den Indikatoren zu behandeln. Es ergab sich Neutralität bis höchstens schwache Alkalinität (keine Rötung blauen, gelegentliche Bläuung roten Lackmuspapiers; keine Bräunung roter Dahliatinktur). Das gleiche gilt für die Cöka.

Der Darminhalt der Skorpione soll nach Krukenberg alkalisch reagieren.

Echte Spinnen. Der thorakale Teil des Mitteldarms läßt wiederum keine saure Reaktion auf Lackmus und keine alkalische auf Dahlia erkennen; ebensowenig die Cöka (Plateau (2) T. 44, p. 488).

Die „Leber" — oder wie wir sagen wollen die „Abdominaldrüse" reagiert schwach sauer auf Lackmus.

Die verdauende Wirkung des Saftes.

1. Auf Eiweiß.

a) Die Phalangiden (Plateau (2) T. 42, p. 735). Der Extrakt der Blinddärme von 3—6 Phalangiden vermag Würfel aus gekochtem Hühnereieiweiß ($\frac{1}{2}$ mm Kantenlänge) derart zu verdauen, daß die Kanten durchsichtig, schließlich die ganzen Würfel weich werden, und ein kleines Deckglas sie zu Brei zerquetscht. Fliegenmuskeln (vom Thorax) werden zwar nicht völlig zu einer Flüssigkeit aufgelöst, aber doch sehr weitgehend verdaut (in 24 Stunden bei 23° C). Mitteldarmextrakt erwies sich als unwirksam.

b) Bei Skorpionen findet Krukenberg (Vergl. physiol. Studien, 1. Reihe, 5. Abt., 1881, S. 64) ein „tryptisches" Ferment.

c) Echte Spinnen (Plateau (2) T. 44, p. 494). Über Fermente des Cephalothorax sind wir nicht unterrichtet. Extrakte dieses Körperabschnittes erwiesen sich als unwirksam, doch fand sich in den Blinddärmen eine farblose Flüssigkeit mit feinen Granulationen und gefärbten Fetttröpfchen. Ältere Autoren [1]) hatten die Ansicht vertreten, als fände in diesem Mitteldarmabschnitte eine peptische (Magen-) Verdauung, bei saurer Reaktion statt. Diese Meinung konnte Plateau durch den Nachweis widerlegen, daß von saurer Reaktion, auch nur auf Lackmus, keine Rede sei.

Extrakte aus der Abdominaldrüse erwiesen sich als wirksam gegenüber Flügelmuskeln der Stubenfliege und quadratischen Stücken aus gekochtem Eierklar, von 1 mm Seitenlänge und ½ mm Dicke (feuchte Kammer bei 23 ° C, 23½ Stunden lang).

Folgendes ergab sich bei Anwendung des Extraktes von zwei Exemplaren von Argyroneta: Ohne daß Fäulnis eingetreten wäre (Geruch!), war das Eierklar weitgehend verändert, die Kanten völlig aufgelöst, der Rest eine visköse Masse, die durch Auflegen eines Deckglases zerdrückt werden konnte.

Fliegenmuskeln wurden völlig gelöst; nur ihre Tracheen widerstanden der Einwirkung des Extraktes (Kontrollversuche mit reinem Wasser ergaben nichts). Gleiche Resultate wurden mit Extrakten der Abdominaldrüsen von Tegenaria domestica und Epeir adiadema (diadenata) erzielt. Auch Fibrin wurde aufgelöst (Amaurobius atrox). Da ein Zusatz von 3 Tropfen HCl von 0,2% die verdauende Wirkung der Extrakte (Amaurobius ferox, Tegenaria domestica) vernichtet, während der Zusatz einer 10%igen Lösung von Natriumkarbonat sie beschleunigt [2]), so schließt Plateau, daß er es hier mit einer trypsinähnlichen Protease zu tun hat.

Bertkau [3]) kam zu etwas abweichenden Resultaten: Extrakte aus den Abdominaldrüsen von Tegenaria atrica verdauten sowohl bei alkalischer, als bei saurer Reaktion Fibrin. „Am geringsten war die Peptonentwicklung [4]) bei dem neutralen, am stärksten bei dem alkalischen Gemisch". Bertkau schließt auf ein Gemenge tryptischen und peptischen Ferments. Daß aber ein peptisches Ferment nicht vorhanden ist, ergibt sich, außer durch die, in diesem Buche öfters angegebenen Argumente daraus, daß bei Gegenwart von 0,2% HCl die Wirkung der Extrakte vernichtet wird [5]) (Plateau).

Chymosin (Lab). Bei Phalangiden konnte Plateau (l. c. (2) T. 42, p. 733) keine gerinnungsfördernde Wirkung der Extrakte (vom Mitteldarm und seinen Anhängen) auf Milch nachweisen. Bei den dipneumonen Spinnen ((2) T. 44, p. 493) bringt der Abdominaldrüsenextrakt kalte Milch zwar ebensowenig zur Gerinnung, doch tritt eine solche nach Kochen des Gemenges innerhalb weniger Sekunden ein.

Chymosin fand auch Kobert in Extrakten ganzer Spinnen.

[1]) Blanchard, L'organisation du règne animal 1851/59, Spinnen auf p. 66: Simon, Histoire naturelle des Araignées, Paris 1864, p. 20; Lebert, Nouv. Mém. Soc. helvét. Sc. nat. Zurich, T. 27, 1877, p. 24 des S. A.

[2]) 6—14 Stunden zur Lösung von Fibrin, gegen 17½—18 Stunden ohne Zusatz.

[3]) Bertkau, Arch. mikr. Anat. Bd. 23, 1884, p. 234; siehe auch Griffiths und Johnstone Proc. R. Soc. Edinburgh, Vol. 15, 1887.

[4]) „Pepton"-Nachweis durch Neutralisierung, Abfiltrieren, Biuretreaktion.

[5]) Biedermann, (Wintersteins Handbuch d. vergl. Physiol. Bd. 2, Hälfte 1, S. 716) hat Bertkaus Versuche nachgeprüft, und fand die Wirkung wässeriger Extrakte stets am intensivsten ohne jeden Zusatz.

2. Fettverdauung (Lipase).

Bei den Phalangiden begnügt sich Plateau ((2) T. 42, p. 734) damit, zu zeigen, daß der wässerige Extrakt der Cöka dreier Tiere (bei 60—65 ° auf ½ des Volumens eingeengt) mit dem 10fachen Volumen an Olivenöl, eine dauerhafte Emulsion gibt. Gleiches gilt für den Extrakt aus der Abdominaldrüse von Epeira diademata. (Auch Bertkau, Arch. mikr. Anat. Bd. 23, S. 234.) Versuche, die Bildung freier Fettsäure aus Neutralfett mit diesem Extrakte zu erweisen, führten zu keinem eindeutigen Resultat.

3. Kohlehydratverdauung.

a) Die Phalangiden (Plateau, l. c. (2) T. 42, p. 733). Der eigentliche Mitteldarm übt, mit klarem Stärkekleister zusammengebracht, auf diesen keinerlei Einfluß aus.

Auch von den Blinddärmen wird Amylase nur in geringer Menge geliefert. Ihres normalen Gehaltes an Glukosespuren beraubt, wurden die Blinddärme mit klarem Stärkekleister bei 16—22 ° zusammengebracht. Nach 3—4 Stunden ließ sich Glukose nur in ganz geringen Spuren nachweisen. In einem Falle allerdings fanden sich nach 5 Stunden beträchtlichere Mengen.

Füttert man Phalangium cornutum 48 Stunden lang mit nassem Brot, so setzt das Tier einen hellen weichen Kot ab. Im Mitteldarm findet sich nicht mehr Glukose, als ohne Brotfütterung. Plateau ist denn auch der Meinung, daß die Tiere das nasse Brot nur seines Wassergehaltes wegen fressen.

b) Anders verhalten sich die dipneumonen Spinnen (Plateau, l. c. (2) T. 44, p. 497). Die zerriebenen Abdominaldrüsen von Epeira diademata (2 Hälften je zweier Tiere) werden zu 2 ccm klarer Starkelösung zugesetzt. Innerhalb dreier Stunden bei 21 ° C gehalten, zeigte sich reichliche Reduktion, während die zur Kontrolle ohne Stärke aufbewahrten anderen Drüsenhälften, nur schwache Reduktion ergaben.

Bertkau bestätigt diese Angaben, allerdings erst in seiner zweiten Arbeit (Bd. 24).

Inversion konnte Plateau bei Tegenaria civilis dartun.

Drüsenbrei von Epeira umbratica mit Zuckerlösung bei 23 ° C aufbewahrt, ergibt stark saure Reaktion, welche weder im (Rohr-) Zucker noch im Drüsenbrei, je allein auftritt. Es dürfte sich um Milchsäuregärung handeln [1]).

Anhangsweise sollen hier Koberts Resultate Platz finden, die an Extrakten aus ganzen Spinnen gewonnen wurden: Er bestätigt das Vorhandensein einer Amylase, und bei Anwendung der Extrakte aus getrockneten Kreuzspinnen, läßt sich auch Zucker gut nachweisen. Nimmt man frische Tiere, so wird die Stärke zwar verdaut, aber Zucker läßt sich nicht nachweisen (ähnliches Bertkau in seiner ersten Arbeit). Kobert schloß auf ein Ferment, welches den Zucker weitergehend zerstört (Glykolytisches Ferment), welches im getrockneten Tiere unwirksam ist. Wir erfahren nicht, wo dieses Ferment im normalen Tier seine Wirkung entfalten soll. Extrakte aus dem Cephalothorax von Trochosa singoriensis sind ebenso wirksam auf Stärke, wie solche aus dem Abdomen.

[1]) Kobert, Arch. Ges. Physiol. Bd. 99, 1903, p. 174.

c) Über Skorpione sind wir so gut wie nicht unterrichtet. Blanchard[1]) ließ durch Leconte beweisen, daß die „Leber" der Skorpione während der Verdauung Zucker produziere. Diese Produktion höre im Hunger auf (Im Sinne Claude-Bernard's).

4. Katalase (die H_2O_2 zerlegt) fand Kobert im Extrakt aus ganzen Spinnen.

E. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

1. **Phalangiden.** Plateau (l. c. (2) T. 42, p. 728) sowohl als Loman[2]) sind der Meinung, daß als Ort der Sekretion bei den Phalangiden nur die 30 (Plateau) Cöka in Betracht kommen: Unter sich zeigen alle diese Schläuche gleichen Bau, sie sind grau bis braun, ihre Wand ist dünn, Muskeln fehlen.

Das Epithel der Cöka. Es findet sich hier ein hohes Epithel mit teils Zylinder-, teils Keulenzellen, welch letztere einen dünnen Stiel besitzen. Erstere sind nach Plateau die unreifen, letztere die aus ihnen hervorgehenden reifen Elemente. Die unreifen Zylinderzellen sind durchsichtig; nun treten feine Granulationen auf, dazu Fetttropfen[3]), endlich bräunliche Konkretionen. Die Zellen schwellen an und nehmen die erwähnte Keulenform an. Ausgereift lösen sie sich los, gewinnen Kugelform treten in das Lumen, um daselbst zu platzen oder sonstwie gelöst zu werden, so daß ihr Inhalt frei wird. Dem Darm wird jede Fermentsekretion abgesprochen. Seine Extrakte lösen weder Eiweiß (gekocht), noch Fliegenmuskeln und Stärke auf. Den Keulenzellen des Mitteldarms werden anderweitige Funktionen zugeschrieben.

2. **Skorpione** (Buthus occitanus Amor. var. typicus, Buthus europaeus A. L.). Guieysse[4]) findet „aktive" Zellen nur im „organe entérique" (dem System blinder Darmanhänge, den Mitteldarmdrüsen) und in geringerem Grade in den Ausführgängen. Er gibt eine detaillierte Beschreibung dreier Zellarten, die er alle für verschiedene Stadien ein und derselben absorptiven Zelle hält. Von Drüsenzellen redet er gar nicht. Im Enddarm findet er, im Plasma einiger weniger Zellen, spärliche eosinophile Kugeln, die aber sicher nicht für die (gesamte) Sekretion verantwortlich zu machen sind. In den aktiven Mitteldarmdrüsenzellen aber beschreibt er Einschlüsse, bei denen es sich recht wohl um Sekrete handeln könnte:

a) Er sieht dunkel sich färbende Elemente, deren Plasma ziemlich kleine Körnchen enthält und sehr stark Farben, auch solche basischer Natur (Kernfarben) speichert. Diese Zellen sind selten.

b) Zahlreich hingegen sind große, helle Zellen mit großen Kugeln, derart, daß das Plasma nur mehr ein Netz, von feinen Fibrillen durchsetzt, darstellt. Die Kugeln sind farblos bis gelb, homogen und stark färbbar.

c) Endlich finden sich vakuoläre Elemente mit wenig Plasma, an Basis und Spitze. In den Vakuolen sind Kugeln, kleiner als im zweiten

[1]) Blanchard, Emile, C. R. Acad. Sc. Paris, T. 41, 1855, p. 1256.

[2]) Loman, J. C. C., Bijdrage tot de anatomie der Phalangiden. Amsterdam 1881 (Inaug.-Diss. nat. Fak).

[3]) Man hielt ja früher Fett für einen Bestandteil des Sekrets, z. B. auch bei Krebsen!

[4]) Guieysse, A., Arch. Anat. microsc. Paris, T. 10, 1908, p. 123.

Stadium, gelb, strukturiert, nicht färbbar. Sie scheinen bisweilen in Auflösung begriffen zu sein. Zwischen den drei Typen oder Stadien fehlt es nicht an Übergängen.

Die Kugeln des dritten Stadiums findet man auch im Lumen des Darmtraktes bis in den Enddarm. Guieysse meint, es handle sich um Zellauswürfe, Stoffe, die dem Assimilationsprozeß widerstanden, einem Assimilationsprozeß, der während des Stadiums zwei vor sich geht. In Analogie mit dem, was wir von so manchen anderen Tierformen wissen, scheint mir die Annahme ungezwungener, als haben wir soeben die Entwicklung des Sekrets kennen gelernt. Es soll natürlich nicht behauptet werden, daß die Kugeln nicht teilweise Eiweißreserven [1]) sein können.

3. **Echte Spinnen**[2]). a) Die Brustcöka werden von den Autoren allgemein als Sekretionsorgane angesehen. Wir erinnern uns, daß Plateau in ihnen ein Sekret fand, dessen Bedeutung er allerdings nicht klarlegen konnte, und daß Kobert im Extrakte des Cephalothorax von Trochosa singoriensis eine Amylase nachwies. Histologisch findet man in diesen Blinddärmen prismatische Zellen mit zahlreichen feinen Granulationen, einer „staubartigen" Masse (Bertkau), die ihnen ein graues Aussehen verleiht. Bei gut genährten Exemplaren finden sich reichlich Fetttropfen im „Endteile" der Zellen. Die feinen Granulationen und die, wie Plateau sagt, gefärbten Fetttropfen, findet Plateau auch im Blinddarmsaft. So schließt er, daß er es mit sekretorischem Epithel zu tun habe.

Ob der eigentliche Darm irgendwelche sezernierenden Elemente enthält, steht dahin.

b) Die Mitteldarmgebilde des Abdomens. Hatte Plateau sowohl im eigentlichen Mitteldarm, als in der Abdominaldrüse je nur eine Zellart gefunden, so gelang Bertkau der Nachweis zweier wohl unterschiedener Elemente in der Drüse: sie finden sich zwar nicht immer, sind aber doch hinreichend charakterisiert, um als Träger zweier Funktionen angesehen zu werden. Die Deutung der Funktionen dürfte allerdings noch weitere Untersuchungen erforderlich erscheinen lassen.

Plateau hatte im abdominalen Mitteldarm große Zylinderzellen beschrieben, mit fast farblosen, glänzenden Kugeln, denen er die Abscheidung einer Kothülle zuschrieb (Tegenaria). In der Abdominaldrüse (gleichfalls von Tegenaria und anderen Arten) beschreibt er zylindrische oder keulenförmige Zellen, die im farblosen Plasma einen „feinen Staub durchsichtiger Granula, zahlreiche Fettkugeln verschiedener Färbung . . . endlich, häufig unregelmäßige dunkelbraune Konkretionen zeigen". Bertkau, wie gesagt, findet zweierlei Zellarten, eiförmige (elliptische) und Keulenzellen (flaschenförmige, Fig. 206). Er findet beide Zellarten im mittleren Abschnitte der Drüsengänge, wenigstens während derjenigen Lebensperioden der Spinnen, in denen sie Nahrung aufnehmen. Zur Zeit der Winterruhe, noch mehr zur Zeit der Fortpflanzung konnte Bertkau in der Drüse nur die „flaschenförmigen" Zellen sehen, das ist die einzige Zellart, die Plateau beschrieben hatte. In den Hauptausführgängen und den Teilen des Darmes, von denen diese ausgehen, fanden sich nur Flaschenzellen.

---

[1]) Zu nicht unähnlichen Resultaten, wie Guieysse, kommt schon früher Berlese.

[2]) Plateau, F., Bull. Acad. Belgique (2), T. 44, p. 160; Bertkau, Arch. mikr. Anat. Bd. 24, S. 413, Siebold u. a.

Beide Zellen werden von Bertkau wie folgt beschrieben: α) Die eiförmigen Zellen sitzen mit breiter Basis der Tunica propria auf. Sie sind mit durchscheinenden, blaßgelben Kugeln einer anscheinend festen Substanz erfüllt. Die Kugeln tingieren sich mit Farbstoffen (z. B. Heidenhains Hämatoxylin) recht lebhaft und färben sich mit Jod-Jodkalium orangerot bis rotbraun. Da sie sich nicht in Wasser lösen, so könne es sich nicht um Glykogen handeln (Atypus, bei anderen Spinnen zerfallen sie in Glycerin und Wasser rasch).

β) Die flaschenförmigen (Keulen-) Zellen schließen sich über den kleineren eiförmigen, sie überragend zusammen, auf diese Weise allein die innere Höhlung der Drüsenfollikel begrenzend.

Sie enthalten folgende Einschlüsse: An der Basis finden sich äußerst kleine kugelige Körperchen, die gewöhnlich so dicht gedrängt sind, daß sie diesen Teil ganz undurchsichtig machen. Nach der Spitze zu treten kleinere und größere ölartige Tröpfchen auf, bisweilen zu mehreren aneinander gelagert, und dann oft in einer größeren Kugel eingeschlossen. Endlich findet sich, gewöhnlich auf den zentralen Teil der distalen Hälfte beschränkt, bisweilen aber auch peripherisch, zwischen die Fetttröpfchen reichend, eine Unmasse kleiner säulenförmiger Krystalle. Das grünlichgelbe, lederfarbene oder rote Pigment, das der ganzen Drüse ihre charakteristische Farbe verleiht, ist ebenfalls auf diese Zellen beschränkt, und zwar auf deren Spitze, wo es diffus im Plasma verteilt ist, sich aber auch an die Fetttröpfchen und Krystalle bindet; die dem Basalteile der Zellen genäherten Fetttropfen und Krystalle sind ungefärbt. Die feinen Kügelchen der Basis schwärzen sich mit Osmium, die Krystalle sind in Wasser löslich, in Äther, Alkohol und Essigsäure aber nicht. Bei Atypus sah Bertkau an Stelle der sonst sehr verbreiteten Krystalle, stark glänzende, gelb oder grün schimmernde Kügelchen.

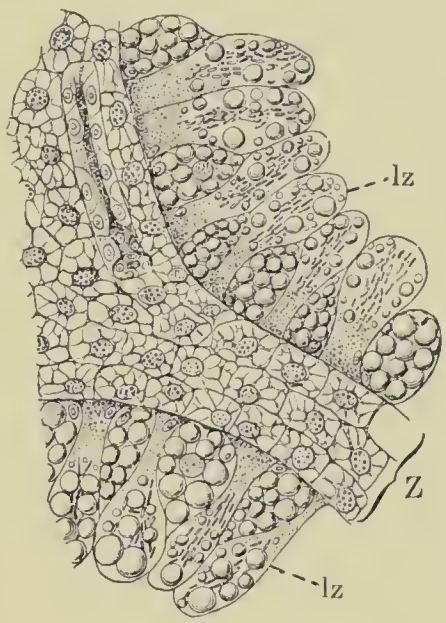


Fig. 206.

Amaurobius ferox. Teile eines Querschnittes durch die Abdominaldrüse. lz flaschenförmige Zellen, zwischen ihnen sieht man die kleinen „eiförmigen Zellen“. Z Zwischengewebe, (nach Bertkau, aus Biedermann).

Die Beschreibung, die Schimkewitsch[1]) für die beiden Zellarten bei Epeira diademata gibt, ist derjenigen Bertkaus im ganzen nicht unähnlich (S. 57). Auch er findet dreierlei Einschlüsse in den Flaschenzellen (cellules calciformes); die Abweichungen in ihrer Beschreibung

[1]) Schimkewitsch, W., Ann. Sc. nat. Zool. (6) T. 17, Nr. 1. Bertkau und Schimkewitsch sind nicht die einzigen Autoren, die Beschreibungen von den Cökazellen geben, aber soweit ich sehe die einzigen, die sich eingehender mit der Frage der Sekretionshistologie beschäftigen. Auch Berlese (Riv. Pat. veget. Ann. 7, 1899, p. 1) der die Eiweißnatur einer großen Zahl der Einschlüsse der Flaschenzellen erweist, gibt an, Fermenttropfen in ihnen gesehen zu haben; auch er beobachtet, daß die Zellen abgestoßen werden. Doch er gibt dem ganzen Prozesse eine durchaus andere Deutung, auf die wir im Abschnitt H „Weiteres Schicksal der resorbierten Nahrungen“ (S. 474) kurz zu sprechen kommen. Vor Berlese hielt Bernard (Journ. R. mikr. Soc. Vol. 19, 1893, p. 427) einen Teil der Einschlüsse für assimiliertes Eiweiß.

sollen uns hier nicht beschäftigen. In der Deutung stehen die beiden Autoren einander gegenüber. Schimkewitsch hält die kleinen Zellen, cellules cylindriques, in denen er sehr kleine Granula beschreibt, für Fermentzellen, die Flaschenzellen aber vergleicht er mit den „Leberzellen" der Crustaceen. Bertkau hält umgekehrt die kleinen eiförmigen Zellen für absorbierende Elemente (siehe unten), die flaschenförmigen aber für Fermentzellen. Bei Atypus gibt er (Bertkau) an, daß die pigmentierte Zellfront mit ihren kleinen Körnern abgeschnürt werde, die abgeschnürten Stücke habe er im Schlauch- und Darminhalte gefunden. Allgemein findet er in Drüsen- und Darmlumen der Spinnen (Bd. 23, p. 222) „Anhäufungen jener größeren und kleineren gefärbten Kügelchen, die einen wesentlichen Bestandteil der flaschenförmigen Zellen ausmachen". Bei unserer weitgehenden Unkenntnis von der wahren Natur der von Plateau, Bertkau, Schimkewitsch, Berlese und anderen beschriebenen Zelleinschlüsse, wird man, ehe man sich ein definitives Urteil bildet, warten müssen, bis diese Fragen nicht einseitig histologisch, sondern, mit leichter Mühe, experimentell entschieden worden sind!

F. Die Absorption.

1. **Die Araneiden.** Wir wollen mit den echten Spinnen anfangen. Noch Plateau hielt alle Darmanhänge der Spinnen für rein drüsiger Natur; die Abdominaldrüse glaubte er mit dem Pankreas der Wirbeltiere analogisieren zu können. Die Meinungen älterer Autoren[1]), die in der Drüse eine Art „sekundären Magen", der also auch mit absorptiver Funktion versehen sei, glaubten sehen zu müssen, sucht er zu widerlegen. Die über diese Frage von Plateau etc. geführte Diskussion, dürfen wir übergehen, da Bertkau den unwiderlegbaren Beweis erbrachte, daß die Nahrung in die Abdominaldrüse eindringt und daselbst resorbiert wird.

Er tränkte Exemplare von Segestria und Micrommata mit (durch Karmin) gefärbtem Wasser und konnte schon am unverletzten Tiere, besser aber nach Entfernung der Haut, die Farbe in den Drüsenblindschläuchen nachweisen. Daß alle Teile der Abdominaldrüse mit karminhaltiger Flüssigkeit erfüllt waren, zeigten Schnitte bei konservierten Tieren. Tötet man eine, mit Karminwasser getränkte Spinne frühestens 6 Stunden nach Aufnahme des Farbstoffes, so läßt dieser sich in den Zellen nachweisen (Bd. 23, S. 240). Ob es sich hierbei nur um die eiförmigen Zellen handelt, habe ich bei Bertkau nicht finden können.

Berlese[2]) hält die Flaschenzellen für absorbierende Elemente und faßt die von ihm als solche charakterisierten Eiweißkugeln als absorbierte Substanzen auf. Jedenfalls tritt er und Bernard[3]) durchaus für das Eindringen der Nahrung in die Abdominaldrüse, und die Absorption in ihr, ein. (Bernard, auch Solifugiden = Galeodes.)

2. **Die Phalangiden.** Bertkau (Bd. 23, S. 243) glaubt seine, an echten Spinnen gewonnenen Resultate auch auf Phalangiden übertragen

[1]) Dugès, Traité de physiologie comparée T. 2, 1838, p. 399 und Ann. Sc. nat. Zool. (2), T. 6, 1836, p. 180, ferner Ramdohr, Treviranus, A. Wasmann, Milne-Edwards.

[2]) Berlese, Rivist. Pat. veget. Ann. 7, 1899, p. 1.

[3]) Bernard, H. M., Trans. Linn. Soc. London Vol. 6, 1896, auf p. 359. Siehe auch Journ. R. micr. Soc. Vol. 19, 1893, p. 427.

zu dürfen: Der Darmkanal ist klein, die Blinddärme hingegen haben ein bedeutendes Volumen und ihre Mündungen sind weit. Die Frage, ob in den Blindsäcken oder im Darm besondere Absorptionszellen vorhanden sind, kann nicht beantwortet werden. Plateau[1]) und Loman glauben, daß nur der Darm absorbiert, die Cöka aber nur sezernieren. Wie dem auch sei: es gibt, wir hörten das schon, bei den Phalangiden zweierlei Zellen in den Blinddärmen: Zylinderzellen und Keulenzellen, welch letztere sich wie die „Flaschenzellen" der Spinnen ablösen, so daß zu untersuchen wäre, ob nicht die Zylinderzellen als absorbierende Elemente in Betracht kommen. Die genannten Autoren halten aber beide Zellarten für Entwicklungsstadien eines und desselben Drüsenelements. Im Mitteldarm beschreibt Loman[2]) besondere Keulenzellen neben Zylinderzellen. Diese letzteren sollen sich im Zustand der Ernährung dergestalt mit absorbierten Substanzen beladen, daß sie zu granulierten Keulenzellen („Körnerkolben") werden. Im Hunger sind diese letzteren Elemente gar nicht vorhanden (l. c. S. 38).

3. **Die Skorpione.** Neben Berlese[3]) und Bernard[4]) tritt neuerdings Guieysse[5]) für die absorbierende Tätigkeit der Mitteldarmdrüse bei den Skorpionen (Buthus occitanus var. typicus, Buthus europaeus) ein. Er beschreibt in den drei Zellarten, oder, wie er meint, Stadien, Kugeln und Fetttropfen und glaubt, daß diese als Assimilate aus den hier absorbierten Verdauungsprodukten aufzufassen seien (S. 136). Daß die Nahrung nun aber tatsächlich in die Cöka tritt, wird von keinem Autor direkt beobachtet. Guieysse ist aber überzeugt, durch folgende Argumente diesen Vorgang erschließen zu können. (S. 125): Kürze des eigentlichen Darmes, soweit er tätig sein könnte, der Charakter ausgiebigster Tätigkeit, durch welche die Cökazellen ausgezeichnet sind, endlich die weite Mündung der Cöka in den Mitteldarm.

Die Bedeutung der Mitteldarmzellen, die Guieysse gleichfalls beschreibt, ist unbekannt.

Eine kurze Angabe von Blanchard[6]) darf nicht unerwähnt bleiben. Er füttert Skorpione mit Fliegen, in deren Abdomen er Farbstoffe (Indigo, Krapp) brachte. Nach einigen Tagen, als das Blut der Skorpione stark gefärbt war, überzeugte er sich, daß nur der Darm, nicht aber die „Leber" die Farbstoffe aufgenommen hatte. Später färbte sich auch die „Leber", was für Blanchard ein Beweis für die exkretive Funktion der „Leber" ist. Würden diese Versuche sich bestätigen, so wäre an eine Trennung der Funktionen zu denken, derart, daß der Darm absorbierte, die Cöka aber das Ferment sezernierten.

Die Bewegung des Chymus.

Nach Plateau und Bertkau zeichnet sich der Darm und seine Anhänge bei den spinnenartigen Tieren durch mangelhaft entwickelte Muskulatur aus. Den Blinddärmen der Phalangiden fehlen nach Plateau

[1]) Plateau, Bull. Acad. Belgique (2), T. 42, 1876, p. 719.
[2]) Loman, J. C. C., Bijdrage tot de anatomie der Phalangiden, Amsterdam 1881 (Inaug.-Diss. nat. Fak).
[3]) Berlese, Rivist. Pat. veget. Ann. 7, 1899, p. 1.
[4]) Bernard, H. M., Journ. R. mic. Soc. 1893, p. 427.
[5]) Guieysse, A., Arch. Anat. mic. T. 10, 1908, p. 123.
[6]) Blanchard, Emile, C. R. Acad. Sc. Paris, T. 41, 1855, p. 1256.

(Bull. Acad. Belgique (2) T. 42, S. 729) die Muskeln vollkommen, ebenso den Brustblinddärmen der echten Spinnen ([2] T. 44, p. 160 etc.). Bertkau (Arch. mikr. Anat. Bd. 24. S. 413) hatte in diesen letzteren zwar Fasern gesehen, wagte aber nicht, sich für ihre muskuläre Natur auszusprechen.

Ob in die genannten Teile Nahrung eindringt, wissen wir ja nicht. Dahingegen wird die schwache Entwicklung, ja das Fehlen der Muskulatur im abdominalen Mitteldarmteile mit seinen Anhängen zum Problem; zumal der Abdominaldrüse soll nach Plateau und Bertkau jegliche Muskulatur fehlen, im eigentlichen Mitteldarm soll sie nur äußerst schwach sein (Plateau). So muß man für das Eindringen der Nahrung in die Abdominaldrüse den Druck des Saugmagens verantwortlich machen (Bertkau), wodurch verständlich wird, daß bei saugenden Spinnen innerhalb sehr kurzer Zeit diese Drüse sich mit der gesogenen Flüssigkeit füllt.

Die Entleerung geschieht nach Plateau und Bertkau durch besondere vertikale Hinterleibsmuskeln, die Rücken- und Bauchhaut des Abdomens verbinden, und rechts und links am Darme vorbei laufen. So stehen sie von vorn nach hinten zu Paaren geordnet und dürften, sich paarweise nacheinander verkürzend, eine Art Peristaltik ermöglichen, wodurch sie, wie unsere Bauchpresse, die Mitteldarmgebilde zu entleeren imstande sind[1]). Plateau beschreibt die Wirkung dieser Muskeln, zumal nach Anbringung eines Einschnittes am Hinterleib: Austreibung der Abdominaldrüse.

G. Enddarm, Kot, Kotentleerung, die Kothülle.

1. **Phalangiden.** Ohne weiteres schließt sich bei diesen Tieren der Enddarm an den Mitteldarm an. Von einer Klappenbildung ist keine Rede. Nur eine unbedeutende Falte („un simple repli de peu d'importance", Plateau (2) T. 42, p. 727 und 741) deutet den Übergang an. Der Enddarm ist kurz, ziemlich weit und leicht ventralwärts gekrümmt. Er ist dünnwandig, hat longitudinale und zirkuläre Muskulatur, endlich kleine zylindrische, farblose, durchscheinende Epithelzellen. Färbbare Granulationen lassen sich in diesen Elementen nicht nachweisen: es ist anzunehmen, daß hier keine Sekretion stattfindet.

Die Reaktion im Enddarm ist neutral bis alkalisch.

Der Kot. Da in den Darm auch die Nieren, d. h. die Malpighischen Gefäße münden, so haben wir hier als Kot ein Gemenge aus den Rückständen der Verdauung und dem Harne anzusehen. Plateau findet denn auch dunkelbraune Tröpfchen, aus denen sich nach Behandlung mit verdünnter Essigsäure Krystalle abscheiden, die er als Harnsäurekrystalle erkennt. Mit ihnen zugleich werden die ovalen Kotballen abgesetzt. Als Kot findet man im Darm (gegen das Ende der Verdauungstätigkeit) eine voluminöse, braun bis schwarze, weiche Masse, die stets spiralig gedreht erscheint. In ihr findet man zahlreiche feine bräunliche Körnchen, einige wenige prismatische Krystalle, Sand-

[1]) Die Muskeln wurden, außer von den genannten Autoren, beschrieben durch A. Wasmann, L. Dufour und Blanchard (in: l'organisation du règne animale. Arachnides, p. 231. Blanchard sah auch die Bewegungen der Abdominalwand bei Skorpionen; bezüglich der Abdomenbewegung der Tracheaten siehe auch Atmung.

körner, Chitinreste der Beute. Harnbestandteile sind in den Kotballen selbst nicht enthalten.

Die Kothülle. Untersucht man den Darm etwas später, so ergibt sich, daß man die Verdauungsrückstände als eine zusammenhängende Masse herausnehmen kann: sie ist völlig umgeben von einer dünnen, durchsichtigen Schicht. Um diese dünne Schicht wird späterhin noch eine dickere ausgeschieden, so daß wir nunmehr jene eiförmigen Ballen von 1½ mm Länge erhalten, von denen wir sprachen (Fig. 207).

Die Hüllen sind in Wasser, reiner Essigsäure und konzentriertem Ätznatron unlöslich: So glaubt Plateau es mit einer chitinähnlichen Substanz zu tun zu haben. Plateau hält den Mitteldarm, Loman den Enddarm für den Bildungsort der Kothülle; jedenfalls aber hat Plateau recht, er beobachtete die Bildung des Kotballens im Mitteldarm. Die Form der Kotballen bringt es mit sich, daß sie die Enddarmmuskulatur mit geringer Mühe auszutreiben vermag. Der After öffnet sich an der Unterseite des Körpers, „wo Rücken- und Bauchsegmente aneinanderstoßen“ (Loman).

Fig. 207.

Phalangium cornutum. Exkremente (nach Plateau aus Biedermann.)

2. **Skorpione.** Bei den Skorpionen verläuft der Enddarm im Postabdomen und mündet in dessen vorletztem Segment nach außen. Die Zellen des Enddarms haben nach Guieysse[1]) den Habitus von Zellen, denen keine besondere Tätigkeit obliegt. Sie sind chitinisiert. Trotzdem fand er in einigen wenigen dieser Elemente einzelne Kügelchen, deren Funktion völlig unbekannt ist.

3. **Echte Spinnen** (Fig. 202, 205). Der an sich unbedeutende Enddarm weist bei den echten Spinnen dorsal eine sackartige Erweiterung auf, die als Kotreservoir („poche stercorale“, Kloake rb) angesehen wird. Die Kloake steht durch ein kurzes vertikales Stück mit dem Darm in Verbindung. Von der Stelle an, wo dieses Verbindungsstück vom Darm abzweigt, bis zum After, rechnet Plateau den Enddarm[2]). Dieses Stückchen ist sehr kurz und führt direkt zum After (an), einer transversalen Spalte[3]). Enddarm und Tasche besitzen starke Muskulatur (A. Wasmann). Die Enddarmzellen sind klein, die der Tasche groß, zylindrisch, mit feinen, intensiv gelben (Tegenaria, Argyroneta etc.) Granulationen. Die Kloake nimmt auch die Malpighischen Gefäße auf; in ihr befindet sich also der Harn (Guanin, siehe Exkretion) und der Kot. Periodisch entleert sie sich. Es wird dann der Harn in Form einer weißen, etwa an Kalkmilch erinnernden Flüssigkeit, zugleich mit ihm der Kot, als kleine feste Körper von schwarzer oder dunkelbrauner Farbe abgesetzt (Plateau, Bull. Acad. Belgique (2) T. 44, p. 515). Die Kotbällchen finden sich nicht selten innerhalb der Kloake in großer Zahl; so fand Plateau ihrer 75 bei einem Exemplar von Cubiona holosericea.

[1]) Guieysse, A., Arch. Anat. microsc. T. 10, 1908, p. 123.

[2]) Bertkau nennt den Darm schon von den beiden hinteren Lebermündungen an, Enddarm.

[3]) Schimkewitsch beschreibt im Enddarm und in der Kloake eine dünne Chitin-Intima, die aber dem Kochen mit Kalilauge nicht zu widerstehen vermag. Die Mitteldarmgebilde sind stets Intimafrei.

Die Form der Kotballen ist bei verschiedenen Spinnen verschieden, bald ellipsoid, bald kegelförmig, meist ½ mm lang, bei Tegenaria domestica 1 mm lang (Fig. 208).

Auch hier findet sich eine Kothülle, die in Wasser und Essigsäure unlöslich, in Natronlauge aber, innerhalb 4 Stunden sich auflöst.

Die eigentliche Substanz des Kotes läßt Hartteile, die aus der Nahrung stammen, vermissen, was sich aus der Art der Nahrungsaufnahme von selbst versteht. Alle Formelemente des Kotes: mannigfach gefärbte Granula, stammen durchweg aus der Abdominaldrüse.

Auch hier fehlen Harnbestandteile vollkommen innerhalb der Kotballen, ein Beweis dafür, daß diese vor dem Verbindungsstück zwischen Darm und Kloake gebildet werden müssen[1]). Dieser letzte Abschnitt des Mitteldarms (Plateau) oder Anfang des Enddarms (Bertkau) dürfte das Abteilen des Kotes in Ballen und seine Umhüllung zu besorgen haben.

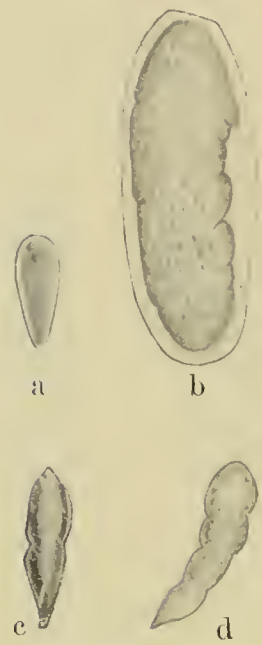


Fig. 208.

Spinnenkotballen. a und c von Agyroneta, b von Epeira umbratica, d von Tegenaria domestica mit 3 Einschnürungen (nach Plateau aus Biedermann).

II. Weiteres Schicksal der resorbierten Nahrung. Reservestoffe. Chemie der Abdominaldrüse der echten Spinne.

1. Reservestoffe und einzelne Bestandteile der Abdominaldrüse.

Wir hörten verschiedentlich davon, daß in den Elementen der Mitteldarmgebilde von allen Autoren Einschlüsse mannigfacher Art beschrieben wurden und daß die Autoren dazu neigen, in den meisten dieser Einschlüsse Assimilate, also Umwandlungsprodukte der absorbierten Nahrung zu sehen. Wir wollen hier gleich feststellen, daß Hand in Hand mit der Ungewißheit bezüglich der wahren Funktion der einzelnen Zellkategorien auch die Behauptungen über die Bedeutungen der Einschlüsse kaum mehr sein können, als Hypothesen.

a) Fettreserven. Am einfachsten liegen die Dinge beim Fett: Diese Substanz findet sich teils in den Entodermzellen, wo sie aller Wahrscheinlichkeit nach aus den absorbierten Spaltprodukten entsteht, teils im Bindegewebe, wohin sie aus den Mitteldarmzellen wandern dürfte. Da, wo es zur Bildung massiger Drüsen kommt (Skorpione, Abdominaldrüse der Spinnen), ist es vornehmlich das, als „Zwischengewebe" bereits genannte (Spinnen) Bindegewebe, welches Fett beherbergt.

α) Guieysse[2]) findet Fett in jenen kleinen, dunkeln Zellen der Mitteldarmdrüse bei Skorpionen, die er für das absorbierende Stadium der Epithelelemente hält. Auch im „Zwischengewebe" finden sich große Fetttropfen.

β) Bei Phalangiden sah Plateau[3]) Fetttropfen in den Zellen der Blinddärme und da er glaubt, es handle sich lediglich um sezernierende

[1]) Weil Bertkau dies beobachtete, nannte er gerade den letzten Teil des Darmes, noch vor seiner Kommunikation mit der Kloake, Enddarm.

[2]) Guieysse, Arch. Anat. microsc. T. 10, 1908, p. 123.

[3]) Plateau, Bull. Acad. Belgique (2), T. 42, p. 731.

Elemente, so war er auch der Ansicht, das Fett werde von den Zellen sezerniert; eine Meinung, die früher auch für die Krebse Geltung hatte, bei diesen aber widerlegt worden ist. Vielleicht haben wir es also auch bei Phalangiden mit absorbiertem Fett zu tun. Mehr Fett als hier in den Blinddärmen, findet sich auch bei Phalangiden im Bindegewebe, das Plateau auf der Ventralseite des Mitteldarmes beschreibt.

γ) Bei den echten Spinnen wird in den Zellen aller Mitteldarmdivertikel Fett beschrieben. Plateau[1]) fand Fett in geringen Mengen in den Zellen der Brustblinddärme, in großen Mengen in denjenigen der Abdominaldrüse. Bertkau[2]) bestätigt den Befund und fügt hinzu, daß der Fettgehalt der Brustcökazellen von dem Ernährungszustande abhängt. In der Abdominaldrüse findet er Fett nur innerhalb der Flaschenzellen, denen er sekretive Funktion zuschreibt (Bd. 23, S. 221). Er beschreibt das Fett als kleine, staubartige Kügelchen an der Zellbasis[3]).

Auch bei Spinnen finden sich die größten Fettmengen im Bindegewebe und zwar sowohl im Cephalothorax als im Abdomen. Im Cephalothorax besteht dieses Bindegewebe, neben gewöhnlichen, netzbildenden Bindegewebszellen, aus voluminösen, drüsenartigen Elementen, von verschiedener Gestalt, die voll farbloser bis gelblicher Fettkugeln sind. Das Gewebe findet sich im Cephalothorax mit seinen Gliedmaßen überall zwischen den Organen (Bertkau Bd. 24, S. 411). Im Abdomen beschreibt Bertkau ein, zwischen Darm, Drüsenschläuchen und Malpighischen Gefäßen eingesprengtes Gewebe, das als Fettkörper in engster Beziehung zum Stoffwechsel steht. Es ist das uns schon bekannte „Zwischengewebe", welches aus den Darmblindschläuchen ein kompaktes Organ macht. Es wird von großen, polyedrischen Zellen gebildet, die reich an Einschlüssen aller Art sind: Reservestoffe sind es, zumal Fett, vielleicht Glykogen, Kalk und ein Abfallprodukt, wohl Guanin. Das Fett ist, insbesondere zur Zeit reicher Nahrungsaufnahme in Gestalt vieler kleiner, mit Osmium sich schwärzender Kugeln stark vertreten.

b) Lipoide. Plateau (l. c. (2) T. 44, p. 510) sucht in der Abdominaldrüse der Spinnen vergeblich nach Cholesterin.

c) Glykogen. Die schon mitgeteilte Beobachtung Blanchards[4]), daß die Mitteldarmdrüse bei Skorpionen während der Verdauung Zucker bildet, glaubt Plateau, in Analogie mit der Säugetierleber, so interpretieren zu sollen, daß aus einem höheren Kohlehydrat (Glykogen) durch eigenes Ferment Zucker gebildet werde. Der Glykogennachweis mit Jod mißlang aber (Spinnen (2) T. 44, p. 501). Bertkau (Bd. 24, S. 417) beschreibt, wie wir hörten, in den kleinen, eiförmigen Zellen, bei Spinnen, durchscheinende, blaßgelbe Kugeln, die sich mit Farbstoffen lebhaft tingieren und mit Jodjodkali eine orangerote bis rotbraune Färbung annehmen. Bei Atypus beschreibt er diese Kugeln auch im Zwischengewebe. Doch zögert er, sie als Glykogen anzusprechen, da sie sich in Wasser nicht lösen (auch nicht in Glyzerin, Alkohol, Äther und Alkali etc.). Osmium schwärzt sie. „Ob hier eine (unlösliche) Modifikation von Glykogen oder was für ein Körper vorliegt, kann ich nicht entscheiden." Bei anderen Spinnen (ich wies auch darauf schon hin) zerfielen diese Kugeln

[1]) Plateau, Bull. Acad. Belgique (2). T. 44, p. 160.
[2]) Bertkau, Arch. mikr. Anat., Bd. 24, S. 414.
[3]) Siehe auch Schimkewitsch.
[4]) Blanchard, Emile C. R., Acad. Sc. Paris, T. 41, 1855, p. 1256, nach Untersuchungen von Leconte.

in Wasser und Glyzerin rasch. In Lebensperioden der Spinnen, in denen keine Nahrungsaufnahme stattfindet, schwinden diese Kugeln; wir haben also Grund, sie als Reserven anzusehen.

d) Eiweißkugeln. Bei verschiedenen Arachnoiden wird in den Darmblindsäcken ein Teil der erwähnten kugelförmigen Zelleinschlüsse, von mehreren Forschern als Eiweißreserven, Assimilationsprodukte aus dem verdauten und absorbierten Eiweiß angesehen. Daß es sich um Eiweiß handelt, zeigt Berlese durch verschiedene Reaktionen (Löslichkeit, Millon, Xanthoproteinreaktion) bei den betreffenden Kugeln der „Flaschenzellen" in der Abdominaldrüse von Spinnen (im Sinne Bertkaus[1]). Daß Berlese hier die, an der Zellspitze, von Bertkau beschriebenen Kugeln meint, scheint mir wahrscheinlich zu sein. Ähnliche Kugeln sahen Bernard, Berlese und Guieysse auch in der Mitteldarmdrüse von Skorpionen.

Einen Beweis dafür, daß es sich in allen Fällen um Eiweißreserven und nicht auch zum Teil um Sekretgranula handelt, habe ich nicht gefunden[2]), es sei denn, daß Berlese bei Spinnen (Tegenaria domestica), die längere Zeit gehungert hatten, die Körner vermißte.

Wir erinnern uns, daß die in Frage stehenden Zellen mit ihren Einschlüssen abgeschnürt werden (Bertkaus Annahme ihrer sekretiven Funktion), und daß die Granula im Lumen der Darmgebilde gefunden werden. Diese Tatsache ist den Autoren, zumal Berlese und Guieysse wohl bekannt. Sie meinen, daß die Eiweißkugeln in den Zellen irgend eine Veränderung fermentativer Art erleiden (endozelluläre Enzyme, Berlese). Guieysse glaubt, daß die Kugeln dritten Stadiums, die sich scheinbar in Auflösung befinden, und die man auch im Darmlumen nachweisen kann, Zellauswürfe seien, Abfallprodukte des „Assimilationsprozesses" in den Zellen. (Die Abfallkugeln wären also mit Assimilatkugeln nicht unmittelbar identisch, sondern nur ihr Produkt). Anders Berlese (Skorpione, Spinnen): Durch jene intrazelluläre Verdauung werden die Assimilate wieder verflüssigt, erlangen durch Abstoßung der Zellen ihre Freiheit wieder um in Drüse oder Darm aufs neue der Absorption anheim zu fallen. Wir werden vorläufig alle diese Deutungen mikroskopischer Bilder als Hypothesen zu betrachten haben[3]).

e) Gallenbestandteile. Plateau ([2] T. 44, p. 512) konnte die Frage nach dem Vorkommen von Gallensäuren (und ihren Salzen) in der Abdominaldrüse der Spinnen nicht entscheiden, da ihm für die Pettenkofersche Reaktion nicht hinreichend gereinigtes Material zur Verfügung stand. Sowohl Plateau als Bertkau (Bd. 23, S. 236) erzielten mit der Gmelinschen Reaktion keine Resultate: Gallenfarbstoffe fehlen also (auch im grünen Drüsenextrakt von Epeira umbratica).

f) Anorganische Stoffe. Bertkau (Bd. 24, S. 412) fand im Zwischengewebe des Cephalothorax Krystalle (Nadeln) von phosphorsaurem Kalk. Auch im Zwischengewebe des Abdomens kommen Krystalle

[1]) Guieysse, Arch. Anat. mier. T. 10, 1908, p. 123; Bernard, Henry, M., Journ. R. mier. Soc. 1893, p. 427; Berlese, A., Riv. Path. vegetale Ann. 7, 1899, p. 1.

[2]) Bernard sagt, daß man bei den Chernetiden Obisium muscorum und caneroides (Pseudoscorpione) die homogenen Kugeln unmittelbar als Nahrungsballen und nicht als Sekrete erkennen könne. Wodurch diese beiden Arten von Gebilden sich aber in charakteristischer Weise voneinander unterscheiden, steht nicht da.

[3]) Vergleiche hiermit das über Eiweißkugeln bei Insekten, zumal bei der Larve von Tenebrio molitor, Gesagte.

vor, die mit großer Wahrscheinlichkeit ebenfalls aus phosphorsaurem Kalk bestehen.

g) Exkretstoffe. Berlese (Riv. Path. veget. 1899, T. 7, p. 1) und Bertkau (l. l. c. c.) finden in den Zellen der Abdominaldrüse mancher Spinnen, ferner Bertkau im abdominalen Zwischengewebe, Eiweißabbauprodukte: Und zwar Berlese Harnsäurekrystalle (z. B. Tegenaria domestica), Bertkau Guanin in den Flaschenzellen der Darmausstülpungen, soweit sie den blinden Enden der Ausstülpungen benachbart sind (l. c. Bd. 24, S. 419). Bei anderen Spinnenarten findet sich der Stoff nur im Zwischengewebe: „in den, der oberflächlichen Schicht des gesamten Drüsenkörpers angehörigen Zellen" (Epeira, Tetragnatiden, Theridiiden, Thomisiden u. a. m., bei Atypus fehlt Guanin). Daß diese Abbauprodukte aus dem Stoffwechsel hervorgehen, ergibt sich daraus, daß, wenn im Hunger oder zur Zeit der Fortpflanzung die Reserven der Abdominaldrüse eingezehrt werden, die Exkretmassen nicht ab-, sondern zunehmen. Guanin ist übrigens auch das Exkret der Malpighischen Schläuche der Spinnen (Plateau [2] T. 44, p. 515)[1]).

2. Hunger, Verbrauch der Reserven im Hunger.

Wie die meisten Wirbellosen, so können auch die Arachnoiden lange ohne Nahrung leben. Einmal nehmen die Spinnen periodisch normalerweise keine Nahrung auf: so z. B. im Winter; Winterruhe ohne jede Ernährung ist bei den Spinnen allgemein (Plateau). Aber auch abgesehen von solch normalen Perioden ertragen die Arachnoiden abnorme Nahrungsentziehung sehr lange. Ein Exemplar von Eucharium quadripunctatum habe (in Winter, Sommer und Winter) 17 Monate lang gehungert, berichtet Blackwall[2]), und nach Jaquet[3]) soll ein Individuum von Scorpio occitanus ohne Nahrung 368 Tage haben leben können.

In solcher Hungerzeit zehren die Spinnen von dem Material, das sie in der Abdominaldrüse und dem Zwischengewebe aufgestapelt haben: Im Winter, aber auch zur Zeit der Fortpflanzung, wenn das enorme Wachstum der Eierstöcke viel Material verbraucht, schwindet der Inhalt der ovalen Zellen der Abdominaldrüse (Bertkau), auch die Flaschenzellen erscheinen nach längerem Hungern leer (Berlese, Tegenaria domestica); die verschiedentlich beschriebenen Fettkugeln lassen sich im Winter und Frühjahr nicht mehr nachweisen u. a. m.

Anhang: Die Milben (Acarina).

1. Parasitische Milben.

A. Lebensweise, Nahrungsaufnahme.

Der Grund, um dessentwillen wir die Milben anhangsweise für sich allein betrachten, ist der, daß ihre bestuntersuchten Formen Parasiten sind, deren Physiologie naturgemäß von derjenigen der freilebenden

[1]) Vergleiche hiermit den Fettkörper der Insekten.
[2]) Blackwall, Ann. Mag. nat. Hist. Vol. 15, 1845, p. 237.
[3]) Jaquet, Rev. scient. (4) T. 3, 1895, p. 540. Siehe auch Menge, Neuest. Schrift. Naturf. Ges. Danzig, Bd. 4, S. 20.

Spinnen abweicht. Das wenige über freilebende Milben Bekannte wollen wir am Schluß kurz andeuten.

Die Milben sind „kleine Arachnoiden, an deren gedrungenem, ungegliederten Körper nur selten durch eine Furche eine Sonderung von Kopf und Brust, noch seltener eine solche von Brust und Hinterleib angedeutet wird".

„Der Aufenthalt der allermeisten ist auf dem Lande, nur die Hydrachniden leben im Wasser. Die freilebenden Arten ernähren sich vorzugsweise vom Raube kleiner Tiere, doch fressen einzelne auch tote tierische und pflanzliche Substanzen. Eine beträchtliche Anzahl schmarotzt bei Tieren oder Pflanzen, entweder im Jugendzustande oder als Erwachsene oder das ganze Leben hindurch." (Ludwig-Leunis).

Wir wählen als Beispiel für parasitische Milben die **Zecke, Ixodes reduvius** L. (syn. Ixodes ricinus Latr..)

Das Männchen mancher Ixodesarten gehört zu den ernährungsphysiologisch interessanten Tieren, die keinerlei Nahrung aufnehmen; bis zur Erfüllung ihrer Geschlechtsfunktion und dem hierauf erfolgenden Tode zehren sie durchaus von Dottermaterial des Eies, aus dem sie hervorgegangen sind[1]). Die Mundwerkzeuge sind zur Nahrungsaufnahme nicht zu brauchen, sondern leisten Dienste bei der Begattung. Auch die Weibchen der in Frage stehenden, von Mégnin untersuchten Art nehmen während ihrer Entwicklung keinerlei Nahrung zu sich, sie leben gleich den Männchen vom Dotter, den das Muttertier ihnen mitgab. Nachdem sie aber befruchtet worden sind, suchen sie ein Wirtstier auf und müssen diesem Nahrung entnehmen, ausreichend für sich selbst und für die ganze Entwicklung ihrer Jungen. — Larven, Nymphen und Weibchen von Ixodes ricinus (reduvius) schmarotzen je an besonderen Wirten, (verschiedenen Wirbeltieren). Aber auch das Männchen saugt, entgegen früheren Angaben, Blut, dessen es zur Ausübung seiner Geschlechtsfunktion bedarf. Doch sind die Blutmengen, die das ♂ aufzunehmen pflegt, viel geringer, als diejenigen, die das ♀ saugt, und die bei diesem ein gewaltiges Anschwellen des Abdomen verursacht[2]).

Die Nahrungsaufnahme beim Ixodes-Weibchen. Die Ixodes-Weibchen suchen Säugetiere auf, heften sich außen an ihnen fest und saugen Blut. Zuvor halten sie sich auf Bäumen und Sträuchern, besonders in Waldungen auf, um sich auf vorbeigehende Tiere (und Menschen) herabfallen zu lassen. Ixodes reduvius lebt dieserart auf Hunden, Schafen, Kühen (Menschen), aber auch auf Vögeln, wie Auerhähnen, Eulen etc.

Der Bohr- und Befestigungsapparat wird von der Unterlippe und vom Ober- und Unterkieferpaar gebildet. Die Unterkiefer (Basalgliederpaar der Pedipalpen) und die Unterlippe bilden eine Art Rüssel dadurch, daß diese langgestreckten Teile sich etwa als zwei Rohrhälften (Rinnen) aufeinander legen (Fig. 209. R). Hinten sind sie

[1]) Mégnin, C. R., Acad. Sc. Paris, T. 83, 1876, p. 993, (Ixodes sp? von einem aus Afrika stammenden Ochsen.)

[2]) Castellani, Aldo und Albert, J. Chalmers, Manual of Tropical Medicine London, Baillière, Tindall, Cox 1910, p. 476, 485; Dönitz, W., Die wirtschaftlich wichtigen Zecken, Leipzig 1907. Bertkau, Ph. Verh. nat. Ver. Rheinl. Westfalen 1881 (Nachweis, daß auch die Ixodesmännchen Blut saugen). Samson, Katharina, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 93, 1909, S. 185. (Die Männchen können auch, ohne Nahrung aufgenommen zu haben, Begattungen ausführen.)

mit einander zu einem geschlossenen Rohr verwachsen: der Mundhöhle. Die Unterlippe (die untere „Rinne", das „Hypostom") ist vorn mit starken Widerhaken versehen.

In dem Rüssel befinden sich die, zu Stiletten umgebildeten Cheliceren (Kf). Sie werden jederseits umscheidet von dem (röhrenförmigen) Bestandteil des Rüssels, der aus dem Unterkiefer gleicher Seite gebildet wird („Chelicerenscheiden"; beide zusammen sind die obere „Rinne" des Rüssels). Die Stiletten sind also vom Saug- oder Mundrohre durch diese Scheiden getrennt[1]). Ihre hakenförmig nach außen gebogene Spitze ist gezähnt. Zum Zwecke des Einbohrens können sie weit vorgestoßen werden. Mit diesem Apparat vermögen die Tiere sich derart festzuheften, daß der Haftapparat abreißt und in der Wunde stecken bleibt, wenn man den Parasiten gewaltsam entfernen will.

Gelegentlich bohren sich die Zecken auch ganz in die Haut ein. Haben sie sich vollgesogen, so lassen sie von selbst los und fallen ab.

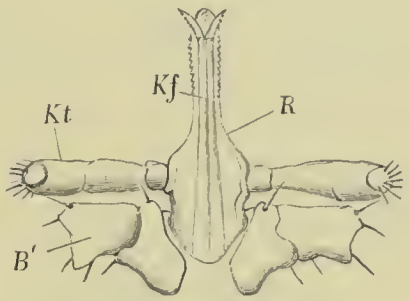


Fig. 209.

Mundteile von Ixodes. R Rüssel; der vorn mit bezahnten Rändern versehene Teil ist die Rinne, welche die Unterlippe („Hypostom", ein Bestandteil des Rüssels) unter dem Stechapparat bildet. Kf das Oberkieferpaar, oder die Stilette, die an der bezeichneten Stelle durch die Chelicerenscheide (von den Unterkiefern gebildeter Bestandteil des Rüssels) hindurchschimmern. Vorn ragen sie, je nach außen hakenartig gekrümmt und gezahnt, aus der Scheide hervor. (Die Verlängerung des Mundrohres, die in den Rüssel hineingeht, befindet sich zwischen Hypostom und Chelicerenscheide.) Kt Unterkiefertaster in der Lage, die sie während des Blutsaugens annehmen (sonst sind sie nach vorn gerichtet). B Grundglied des ersten Beinpaares (nach Pagenstecher aus Claus, die Interpretation z. T. nach K. Samson).

Blutgerinnung hemmende Sekrete.

Alle Blutsauger müssen über ein Mittel (meist „Speichelsekret") verfügen, das imstande ist, die Blutgerinnung zu verhindern (vgl. z. B. die Hirudineen). Sabbatani[2]) entdeckte auch bei Ixodes ein solches Sekret. Er stellte Extrakte von, an Hunden saugenden Zecken her, Extrakte, die in vitro oder in die Venen eines Säugers gespritzt, Blut oder Lymphe ungerinnbar machen: 3 ccm Extrakt, etwa 3 angeschwollenen Weibchen entsprechend, macht 20 ccm Hundeblut dauernd ungerinnbar. Doch kann diese Wirkung mit noch geringeren Extraktmengen erzielt werden. Andere Tiere, wie Schafe sind weniger empfindlich. Intravenös angewandt, schwindet die Wirkung des Extraktes nach einiger Zeit. Auch der Extrakt männlicher Tiere ist wirksam.

[1]) Nach Samson, K., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 93, 1909, S. 185.

[2]) Sabbatani, L., (Giorn. Accad. Med. Torino Ann. 61. Vol. 4), Arch. ital. Biol. T. 31, 1899, p. 37. Siehe auch G. H. F. Nuttal und C. Strickland, On the Presence of Anticoagulin in the Salivary Glands and Intestines of Argas persicus. Parasitology Vol. 1, 1908 Nr 4. Katharina v. Künssberg (Zool. Anz. Bd. 38, 1911, S. 263) findet bei Ornithodoros mutata M., in der Coxa des ersten Beinpaares Drüsen, deren Sekret Anticoagulin enthält. Bei blutsaugenden Ornithodoren kommt jederseits aus der Coxa des ersten Beinpaares ein klarer, farbloser Tropfen, der Blut von Hunden oder Kaninchen ungerinnbar macht. Daneben hat Ornithodoros auch wirkliche Speicheldrüsen, unbekannter Funktion. (Keine toxische oder blutdruckändernde Wirkung).

Das wirksame Prinzip dieses Ixodes-Extraktes kann durch 5 Minuten langes Kochen zerstört werden, auch dann, wenn der Extrakt zuvor von Eiweiß und einem großen Teil der Salze befreit wurde.

Der gereinigte Extrakt (das ist aber noch nicht das reine wirksame Prinzip) ist ein amorpher Körper, der aus wässeriger Lösung durch Alkohol fällbar ist, als kleine weiße Flocken. Diese sind schwer in destilliertem Wasser, leichter in Kochsalzlösungen von 0,75 % löslich. Gerinnung tritt bei 75° C ein.

Dieses „Ixodin" behindert die Wirkung des Fibrinferments, dessen Zusatz dem Ixodinblut die Gerinnbarkeit wiedergibt. Injektionen der Substanz rufen auch schwere Allgemeinerscheinungen hervor (Kreislauf, Atmung, dann Lähmungen etc.).

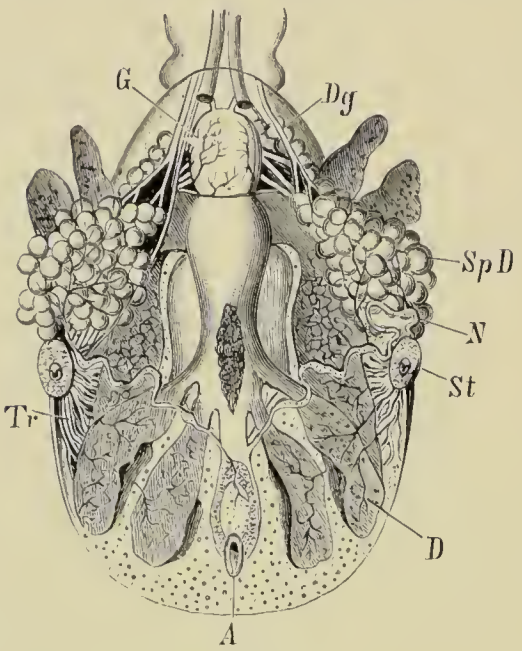


Fig. 210.

Anatomie von Ixodes ricinus, nach Al. Pagenstecher. G Gehirn, SpD Speicheldrüsen, Dg Ihr Ausführungsgang, D Blindschläuche des Darmes, A After, N Harnorgane, Tr Tracheenbüschel, St Stigma (aus Claus).

Es ist anzunehmen, daß das Sekret den Speicheldrüsen entstammt.

Die Speicheldrüsen. (Fig. 210 Sp D). Nordenskiöld[1]) beschreibt diese Drüsen wie folgt: Als reich verzweigte, traubenförmige Organe nehmen sie einen großen Raum in der Körperhöhle ein. Ihre Ausführgänge münden in die Mundhöhle. Das Epithel der einzelnen Acini besteht aus zweierlei Zellen: 1. „Eiweiß"- (Ferment-) Zellen, mit feinen Granulationen, im Fundus des Acinus; 2. „Schleimzellen", deren große Sekretkörner und Tropfen zwar keine Mucinreaktion geben, die aber histologisch Schleimzellen zu vergleichen sind. v. Künssberg (siehe Fußnote 2 auf Seite 477) findet in den „Anticoagulin" bereitenden Drüsen der Coxa von Ornithodoros eine einzige Zellart, vergleichbar den „Eiweiss"- oder Funduszellen bei Ixodes. So dürften auch diese Funduszellen der Zecke für die Bereitung des gerinnungshemmenden Sekrets verantwortlich zu machen sein.

Eine dritte Drüsenzellart, die sich bei Ixodes an den Ausführgängen der Speicheldrüsen findet, soll uns hier nicht weiter beschäftigen.

Die Ausführgänge der Speicheldrüsen von Ixodes sind mit eigentümlichen Verschlußvorrichtungen versehen. Sie sollen nach Samson vermeiden, daß der Speichel in den Verdauungstrakt selbst gelangt.

Zwischen den betreffenden Verdauungsperioden und dem Zustande der Drüsen konnte Nordenskiöld eine bestimmte Beziehung feststellen: nach beendeter Verdauung sinken die Alveolenwände zusammen. —

Der Mund geht in die Speiseröhre über. Der Teil des Ösophagus, der als Saugorgan dient, hat etwa die Form eines X. Er dürfte, mit

[1]) Nordenskiöld, Erik, Zool. Anz. Bd. 28, 1905, S. 478. Siehe auch K. Samson l. c. S. 202.

entsprechender Muskulatur versehen, ähnlich wirken, wie der Saugmagen der Spinnen (Samson).

B. Die Verdauung des aufgenommenen Blutes.

a) Die Verdauungsorgane (nach Nordenskiöld). Der Ösophagus geht in den Magen über, eine Erweiterung des Traktes, die in zwei Teile zerfällt: einen vorderen, die „Cardia", und einen hinteren Teil, den „eigentlichen Magen", von dem aus wieder Blindschläuche, „taschenförmige Ausbuchtungen" ausgehen (Fig. 210 D). Der eigentliche Magen und seine Anhänge sind untereinander im Bau durchaus gleich, so ist hier nicht daran zu zweifeln, daß die Blinddärme lediglich eine Vergrößerung der Mitteldarmoberfläche sind.

Nordenskiöld und Berlese[1]) nehmen an, daß alle Zellen, die das Epithel des in Frage stehenden Mitteldarmabschnittes bilden, einander gleichartig seien, wenn sie im Präparat auch verschieden groß zu sehen sind: kleine Zylinderzellen stehen neben großen Elementen, die über sie hinausragen. Der Größenunterschied soll aber eben nicht durch die Verschiedenartigkeit der Zellen, sondern durch ihre Formveränderlichkeit, durch Bildung pseudopodienartiger Vorsprünge bedingt sein (Nordenskiöld). In den Zellen finden sich Tropfen und Körner, ähnlich wie bei Spinnen.

b) Die eigentliche Verdauung. v. Grützner[2]) eröffnet eine Zecke, die sich auf einem Hunde vollgesogen hat und findet im Darm einen „dicklichen, dunkelroten Brei, der die Farbe völlig reduzierten Blutes hat und, unter dem Mikroskop untersucht, sich als Krystallbrei erweist, der aus lauter großen und kleinen . . . Hämoglobinkrystallen besteht". Durch die Verdauung sind also die Blutkörperchen gelöst, so daß das freigewordene Hämoglobin auskrystallisieren konnte. Ferner ist das Blut stark eingedickt, endlich ist es offenbar seines Sauerstoffes beraubt worden. Nach Nordenskiöld geht die chemische Zersetzung des Hämoglobins noch weiter. (Er spricht von der Bildung von Hämatoidinkrystallen [3])).

Die Krystalle des Zeckendarms sind nach Nordenskiöld in der Mitte des Lumens der Divertikel am schönsten entwickelt; an den Wänden selbst erscheinen sie zerfressen, fragmentarisch. „Die Pseudopodien legen sich an die Krystalle an, umfassen oder zerspalten sie, wodurch sie schließlich, wie die übrige Blutmasse, in eine homogene, flüssige Substanz aufgelöst werden. Die Nahrungsflüssigkeit wird nun von den Pseudopodien aufgenommen und durch ihre Vermittlung der allgemeinen Körperflüssigkeit einverleibt."

Die offenbar phagozytär aufgenommene Nahrungsflüssigkeit bildet nach K. Samson (S. 198) in den Zellen rote opake Kugeln, die einem weitergehenden intrazellulären Verdauungsprozeß anheim fallen. Es bilden sich blaue Tropfen, und aus diesen gelbe „Nährkugeln", während das Unverdauliche in Form schwarzer Körnchen und Stäbchen sichtbar wird.

---

[1]) Berlese, Riv. Pat. veget. Ann. 5, 1897, p. 129.

[2]) v. Grützner, P., Deutsche med. Wochenschr., Jahrg. 28, 1902, S. 555.

[3]) Hämatoidin (Virchow) ist ein orangefarbener, in rhombischen Tafeln krystallisierender Farbstoff, der in alten Blutextravasaten vorkommt und mit Bilirubin identisch sein soll.

C. Weiteres Schicksal der aufgenommenen Nahrung.

Um die aufgenommene Nahrung der Körperflüssigkeit zu übermitteln, durchbohren pseudopodienartige Fortsätze der Mitteldarmzellbasis die Membrana propria und strecken sich in die Körperhöhle vor; in dieser Höhle finden sich zahlreiche Tropfen (Nordenskiöld); nach Samson sind es die genannten „Nährkugeln". (Vgl. die „lymphatischen Zelldivertikel" bei Capitelliden.)

Verbrauch der aufgenommenen Stoffe.

Im Hunger, oder zum Aufbau der Geschlechtsprodukte werden die aufgenommenen Nahrungsmassen verbraucht. Der Mitteldarm, der mit seinen Divertikeln außerordentlich ausgedehnt worden war, wird wieder kleiner, nach Maßgabe des Schwindens, „Zusammenschmelzens" der Blutmasse. Es sollen auch bei diesen Milben in den Darmzellen „Exkretkörner" (Samsons Verdauungsrückstände) auftreten (ähnlich denjenigen der Exkretionsorgane), die dann wohl durch den After nach außen entleert werden. Nach Samson werden die Darmzellen, die nach vollendeter Verdauung nur mehr Abfallprodukte enthalten, abgestoßen.

Zur Entleerung der Abfallprodukte ist der Darm mit Muskulatur versehen.

2. Freilebende Milben.

Nur Weniges haben wir über die freilebenden Milben hinzuzufügen. Wir haben nur zu zeigen, daß diese Tiere bezüglich der wenigen Funktionen, die untersucht worden sind, sich analog den übrigen Arachnoiden verhalten.

A. Nahrung und Nahrungsaufnahme.

Die meisten freilebenden Milben sind carnivor. Sie fangen die Beute mit den Mundwerkzeugen. So lebt Trombidium fuliginosum, dessen Larve auf Blattläusen schmarotzt, im ausgewachsenen Zustand, als Jäger von Blattläusen und anderen kleinen Insekten. (Daneben wohl auch von pflanzlichen Stoffen, Berlese.) Beim Ergreifen der Beute wirken Cheliceren und die mit einer Klaue bewehrten Maxillartaster gegeneinander[1]). Mit den Cheliceren, die mit starker, scharfer, beweglicher Klaue versehen sind, wird die Beute angebohrt. Ähnlich beschreibt Thor[2]) den Beutefang bei verschiedenen freilebenden Acarina prostigmatia. Zum Fangen dient stets in erster Linie der „Maxillarpalpus", der scheren- oder klauenbewehrt ist. Ihm zu Hilfe kommt wohl auch das vordere Beinpaar. Die stilettartigen Cheliceren dienen zum Anbohren der Beute (Thysanura, Collembola etc.). Recht allgemein dürfte die Nahrung in ihrer eigenen Chitinhülle verdaut (Außenverdauung), das Lösungsprodukt eingesogen werden. Zum Saugen werden, z. B. durch Henking bei Trombidium fuliginosum, komplizierte Saugeinrichtungen beschrieben: Ein Saugmagen, der an denjenigen erinnert, den wir bei

[1]) Henking, Hermann, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 37, 1882, S. 553.

[2]) Thor, Sig., Ann. Sc. nat. Zool. (8), T. 19, 1904, p. 1; Erythraeus, Ottonia, Anystis, Tarotomus u. a.

Spinnen kennen lernten (nur hat er einen halbmondförmigen Spalt, dessen obere konkave Wand beweglich und mit starken Radiär- und Quermuskeln versehen ist, letztere als Sehne zum Bogen des Halbmonds). Ferner steht ganz vorn an der Mundöffnung eine, von feinsten Haaren gebildete Reuse, welche überhaupt nur Flüssigkeit hindurchläßt (die Spitzen der Haare sind nach vorn gerichtet). Die ganze Mundpartie ist endlich von „einer kreisrunden, ringsum abstehenden, zarten Chitinmembran umgeben, welche sich nach Anbohren eines Tieres . . . anlegen muß, wie der Rand eines Saugnapfes" (Henking). Daß es sich bei diesem Aussaugen sicherlich um Außenverdauung handelt, macht Sig. Thor für Wassermilben wahrscheinlich: Lemnesia maculata, Curvipes bruzelii etc., früher zur Familie der Hydrachniden gerechnet. Die Tiere leben von Daphnien, Insekten und anderen Acarinen. Niemals nehmen sie feste Nahrungsbestandteile auf, doch lassen sich in der ausgesaugten Beute die Organe, wie Drüsen, Darm, Ovarien, Muskeln nicht mehr nachweisen.

Thor ist der Ansicht, daß die Außenverdauung durch ein Fermentsekret von komplizierten und zahlreichen Speicheldrüsen bewerkstelligt wird, die er genau beschreibt [1]). Auch bei Trombidium fuliginosum kommen nach Henking zwei vorn am Mund mündende Speicheldrüsen vor. Henking glaubt, es mit Giftdrüsen zu tun zu haben.

B. Die Verdauung.

Thor [2]) (S. 64) beschreibt den Darm seiner Milben als zentralen Sack, der mit peripheren Blindsäcken verschiedener Gestalt besetzt ist. Meist sind 10 solche Divertikel vorhanden. Henking [3]) (S. 572) findet in den Divertikeln („Lebermagen") von Trombidium fuliginosum eine feinkörnige Masse, die er als aufgenommene Nahrung deutet. Wie bei den Spinnen dürften also auch bei den Milben allgemein die Darmdivertikel Nahrung in sich aufnehmen und wohl auch absorbieren. Ähnliches sah Berlese [4]) (gleichfalls bei Trombidium).

Neben Berlese gibt Thor (S. 71) die genaueste histologische Beschreibung der Mitteldarmgebilde seiner Milben: Zentralmagen und Cöka unterscheiden sich histologisch nicht voneinander. Es gibt nur eine ausgebildete Zellart, die weit ins Lumen vorragt; die kleinen Zellen neben ihnen sind Ersatzelemente: Die reife Zelle enthält nach Thor folgende Einschlüsse: 1. Fetttropfen, 2. Fermentkörner (d. h. Zymogen), 3. große Kügelchen, die viele Bläschen und Körner mehrerer Arten einschließen, 4. Granulationen unbekannter Natur, 5. exkretive Krystalle.

C. Sekretion. Den Vorgang der Sekretion des Fermentes denkt sich Thor wie folgt [5]): Viele der Körnchen und Kügelchen färben sich dunkler, schwärzlich-braun bis schwarz, lösen sich zu ganz kleinen Körnchen auf, die sich später aber wieder zusammenballen können. Die Zelle rundet sich ab, löst sich los und fällt in das Lumen. Hier verliert sie die Membran und entleert ihren Inhalt (Erythraeus regalis, Rhyncholophus vertex).

[1]) Siehe auch Thor, Sig., Zool. Anz., Bd. 25, 1902, S. 401.
[2]) Thor, Ann. Sc. nat. Zool. (8), T. 19, 1904, p. 1.
[3]) Henking, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 37, 1882, S. 553.
[4]) Berlese, Riv. Pat. veget. Ann. 5, 1897, p. 129.
[5]) Damit stellt er sich in Gegensatz zu Berlese, nach dessen Ansicht das Ferment, wie bei Spinnen, nur intrazellulär zur Wirkung kommen soll.

D. Phagozytose? Bei Trombidium fuliginosum fand Berlese Sporen von Myxomyceten, bei Rhyncholophus phalangioides Sporen von Uredineen und Mucrideen in den Zellen der Darmdivertikel und schließt auf phagozytäre Aufnahme dieser Körper.

E. Reservestoffe. An Reservestoffen beschreibt Thor vor allem Fett; es ist dieses in seiner Menge durchaus abhängig von dem Ernährungszustand des Tieres. Er läßt Tiere 30—40 Tage hungern (S. 74). Das Fett schwindet zwar nicht völlig, aber die Tropfen sind kleiner und weniger zahlreich, als beim gefütterten Tiere.

Berlese deutet auch bei Milben einen Teil der Kugeln in den Darmzellen als Assimilationsprodukte (Reserven) aus absorbiertem Eiweiß[1]).

III. Die Myriapoden (Tausendfüßer).

Die Tausendfüßer sind langgestreckte Tracheaten, deren Körper in Kopf und Rumpf gesondert ist. Eine Unterscheidung von Brust und Hinterleib ist (ohne Willkür) nicht möglich. Der Kopf trägt ein Fühlerpaar und zwei oder drei Kieferpaare. Fast alle (zahlreiche) Leibesringe tragen ein oder zwei Paar gegliederter Beine.

Von den 4—5 Ordnungen, die man unterscheidet, beschäftigen uns nur die Chilopoden und die Diplopoden: Jene carnivor, diese herbivor.

Alle Tausendfüßer sind Landtiere und lieben Feuchtigkeit, wie Dunkelheit (Nachttiere).

A. Die Nahrung, Nahrungsfang und Aufnahme.

1. **Die Chilopoden** sind Räuber, die sich von lebenden Tieren nähren: Insekten, Schnecken, Würmer. Einige Beispiele: Nach Plateau[2]) lebt Litobius von Fliegen und Mücken, Cryptops von Regenwürmern, Geophiliden[3]) von kleinen Spinnen, Insektenlarven.

Heymons[4]) gibt jedoch an, daß Scolopendra gelegentlich auch fleischige Früchte und andere Vegetabilien wie Brot und gekochte Kartoffeln verzehre.

Der Nahrungsfang und die Autnahme bei Chilopoden[5]). Die Mundteile (Fig. 211). Als Widerlager beim Kauakte dient hier eine Oberlippe (l). Ein Mandibelpaar (k_1) besorgt vornehmlich das Kauen. Es erinnert an die Oberkiefer mancher Krebse und trägt zahnartige Höcker und Borsten. Es folgen zwei Paar Maxillen, von denen aber nur das erste (k_2), eine (doppelte) Ladenbildung aufweist. Das, mit „Taster" (t_3) versehene zweite Maxillenpaar bildet eine Unterlippe. Beim Nahrungsfang

[1]) Diese Kugeln sollen dann — wie wir das bei Spinnen hörten — in den Zellen einem intrazellulären Verdauungsprozeß anheimfallen und nach Abstoßen der Zelle und Freiwerden der Eiweißsubstanz, offenbar durch Neuabsorption dem Organismus zugute kommen.

[2]) Plateau, Félix, Mém. Acad. Belgique T. 42, 1878, Mém. 2.

[3]) Nach Tasehenberg (Brehms Tierleben Bd. 9, 1892, S.670), soll Geophilus longicornis imstande sein, einen Regenwurm zu überwältigen, der viel größer ist, als er selbst.

[4]) Heymons, R., Zoologica Bd. 13, 1901, H. 33, S. 3 (Scolopendra dalmatica und S. cingulata, in der Gefangenschaft.

[5]) Großenteils nach Sinelair, F. G., Myriapoda; in: The Cambridge natural History Vol. 5, p. 29. London Mac Millan & Co., Ltd. 1901.

spielt das Paar Maxillarfüße (P_1) (besser Raubfüße) die wichtigste Rolle: Es sind nämlich Giftzangen. Die eigentliche Extremität stellt sich uns dar, als eine große, gebogene Sichel mit scharfer Endklaue, die von einem Kanal durchbohrt wird, der in der Nähe ihrer Spitze mündet. Der Kanal nimmt die Ausführgänge von Giftdrüsen auf. Die Spitzen der Waffe liegen unmittelbar unter dem Munde.

Die Hüftglieder dieses Kieferfußpaares sind gewöhnlich (z. B. bei Lithobius, Fig. 211) in der Mittellinie miteinander verwachsen und bilden so eine „falsche Unterlippe", deren Vorderrand Zähne trägt.

Die Giftdrüsen sind schon länger bekannt und wurden von Dubosq[1]) bei Scolopendra genauer beschrieben. Die Drüse liegt jederseits im (viergliedrigen) freien Teil des Kieferfußpaares selbst. Sie paßt sich der Form der Extremität an, indem sie, der Hauptsache nach zylindrisch, sich nach vorn zu etwas verjüngt (Fig. 211 unten g). Es ist ein bläulichweißes, traubiges Gebilde. Auf dem Querschnitt durch solch eine Drüse erkennt man einen etwa zentralen chitinösen Ausführgang, um den die langen Drüsenzellen wie die Speichen eines Rades stehen. Muskulatur sorgt für die Entleerung. Das Sekret bildet sich innerhalb der Zellen in Form purpurfarbiger und roter, stark mit Eosin färbbarer Kugeln, die im Kern entstehen sollen, um dann ins Plasma zu treten.

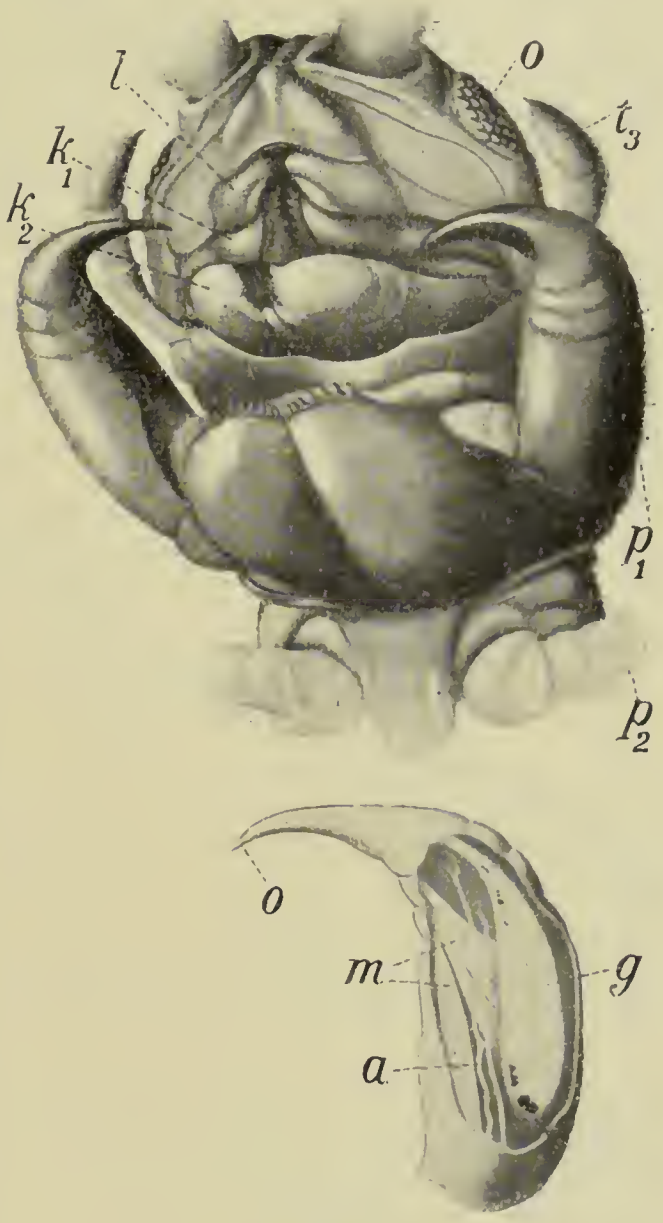


Fig. 211.

Lithobius. Der Kopf von unten. O Ocellen, l Oberlippe, k_1 Mandibeln, k_2 erste Maxillen, t_3 Taster der zweiten Maxillen, die (verwachsen) als Unterlippe zu sehen sind, p_1 Kieferfuß (Giftzange), p_2 das erste der Lokomotion dienende Extremitätenpaar. Darunter ein Kieferfuß (Giftzangenarm) geöffnet, ohne Basalglied (Hüfte), g Giftdrüse, o Mündung ihres Ausführungsganges, m Muskeln, mit denen die Giftzangen eingeschlagen werden (nach Pfurtschellers Wandtafeln).

Das Sekret der Giftdrüsen ist eine klare, homogene Flüssigkeit, ohne Formelemente, von saurer Reaktion, durch destilliertes Wasser

[1]) Dubosq, O., La glande venimineuse de la Scolopendre. Thèse med. Paris 1894. Arch. Zool. expér. (3) T. 6, 1898, p. 481, auch p. XLIX (Bull. Soc. Linn. Normandie 1896.)

fällbar. Das Gift ist äußerst wirksam, doch soll dasjenige von Scolopendra seine Wirkung auf Arthropoden und Vertebraten beschränken (Dubosq). Empfindlich sind insbesondere Spinnen und Carabiden. Skorpione sind es weniger, Myriapoden kaum. Sinclair beobachtete, wie ein Lithobius eine Schmeißfliege biß: der Tod trat sofort ein (wie vom Blitze getroffen). Er konnte auch die Vergiftung von Würmern und anderen Lithobiusindividuen durch Lithobius feststellen.

Auch der Mensch ist gegen den Biß von Chilopoden, insbesondere von Scolopendriden, empfindlich. Der Biß erzeugt zwar keine Allgemeinerscheinungen, wohl aber Entzündungen, die sich von der gebissenen Stelle aus weiter ausbreiten. Insbesondere ist der Biß der großen tropischen Scolopendren keineswegs harmlos. Und wenn auch Jourdain[1]) in Abrede stellt, daß ein Mensch durch den Biß getötet werden kann, so konnte er doch feststellen, daß Mäuse und Murmeltiere, die durch Scolopendrium morsitans gebissen worden waren, unter Lähmungserscheinungen schnell zugrunde gingen. Analoge Resultate erzielte Briot[2]) mit Drüsenextrakten.

Der Freßakt (nach Plateau). Die durch das Gift getötete Beute wird mit der Giftzange festgehalten. Der Körper des Jägers (hier Lithobius forficatus, eine Stubenfliege verzehrend) nimmt die Haltung an, welche Plateaus Fig. 212 wiedergibt. Das zweite Unterkieferpaar (die Taster?) schiebt dem Munde die Beute zu und das Oberkieferpaar schneidet mit schnellen Scherenschlägen die einzelnen Bissen vom Abdomen der Fliege ab. Am Thorax angekommen, dessen hartes Chitin sich nicht so leicht zerschneiden läßt, höhlt der Räuber diesen Körperteil von innen aus und wirft schließlich das leere Chitin fort. Im übrigen wird alles verschluckt: Muskeln, Integument, Beine, Antennen. Und das alles mit großer Eile. In 5 Minuten konnte die Mahlzeit beendet sein. Hinterher fand man im Ösophagus und Darm unregelmäßig geformte Bissen von etwa ½ mm Ausdehnung in allen Richtungen (Plateau l. c. S. 12).

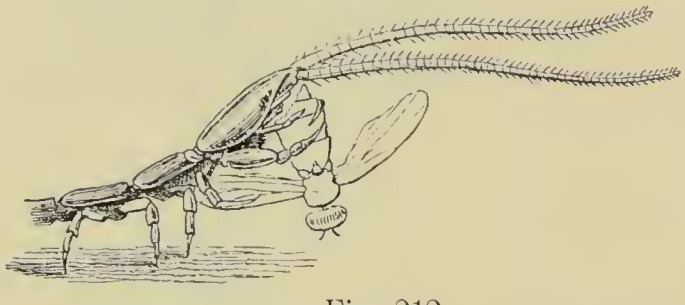


Fig. 212.

Lithobius forficatus, eine Fliege verzehrend (nach Plateau aus Biedermann).

2. **Die Nahrung der Diplopoden.** Sie sind, wie gesagt, Pflanzenfresser und leben an feuchten Stellen, lichtscheu unter Steinen. Julus und Polydesmus z. B. fressen faulende Pflanzenteile (Mulm), Polyxenus abgestorbenes Holz, Glomeris frisches Moos. Die Julusarten ziehen in der Regel faulende Pflanzenteile frischen Teilen vor; zugleich werden erdige Bestandteile mit aufgenommen.

Nahrungsaufnahme (Fig. 213). Die Diplopoden besitzen neben einer Oberlippe, ein Paar Ober- und ein Paar Unterkiefer. Die Oberkiefer bestehen (abgesehen von Polyxeniden und Polyzoniden) aus einem stark entwickelten, backenförmig vortretenden Stamm und einer kräftigen, mit

[1]) Jourdain, S., C. R. Acad. Sc. Paris T. 131, 1900, p. 1007.

[2]) Briot, A., C. R. Soc. Biol. Paris T. 56, Nr. 2, 1904, p. 476. Weiteres siehe z. B. bei Faust, E. T. Die tierischen Gifte, Braunschweig 1906, v. Fürth etc.

einem Kaupolster ausgerüsteten Lade. Die Unterkiefer bilden eine breite, vierteilige Platte, die sog. Mundklappe oder Unterlippe (Ludwig in Leunis, Synopsis). Kieferfüße und Giftapparat fehlen. Zum Abbeißen der Einzelbissen dienen hier lediglich die sehr muskelstarken Mandibeln. Ihre stumpfen Zahnhöcker erlauben nur eine Art Nagen (Plateau). Kauen findet nicht statt. Man findet die Nahrung als Streifen von etwa 1 mm Länge im Mitteldarm, zu parallelen Bündeln angeordnet.

Die Waffe der Diplopoden sind Stinkdrüsen, die auf dem Rücken jederseits durch eine Reihe von Poren münden. Mit der Ernährung haben sie jedoch nichts zu tun.

B. Die Speicheldrüsen der Tausendfüßer.

Bei Scolopendra[1]) werden vier paar Kopfdrüsen beschrieben, bei denen es sich um Speicheldrüsen handeln könnte: 2 paar Schlunddrüsen (Gl. buccales), die etwas vor dem Gehirn liegen. „Sie bestehen aus rundlichen Drüsenlappen, ihre kurzen Ausführungsgänge öffnen sich am Grunde des Labrums (Oberlippe) in den Eingang der Mundhöhle." (Heymons.) Es folgt ein Paar Gl. mandibulares (Heymons), welches „lateral neben dem zum Mandibelsegment gehörigen Hypopharynx" mündet, während die Ausführgänge der hinteren Gl. maxillares „am Grunde des Basalgliedes der hinteren Maxillen sich nach außen öffnen". (Heymons.) In den aktiven Drüsenzellen sind Sekretgranula zu sehen (Duboscq). Bei Lithobiiden werden 2—3 Paar solcher Drüsen beschrieben (Verhoeff). Auch die Diplopoden besitzen Speicheldrüsen.

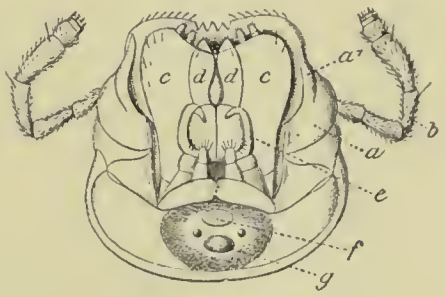


Fig. 213.

Kopf von Julus sabulosus von der Unterseite; 12 1. a Stamm des linken Oberkiefers (Backe); a' nach vorn gerichteter Fortsatz am Stamm des Oberkiefers; b Fühler; c d Mundklappe oder Unterlippe; e erstes Beinpaar; f Bauchmark; g Speiseröhre (nach Leunis-Ludwig).

Das Speichelsekret ist farblos und reagiert neutral bis schwach alkalisch (im allgemeinen, bei europäischen Arten). Seine Funktion ist unbekannt; es steht nur fest, daß es bei Lithobius und Himantarium Stärke zu verdauen nicht imstande ist. Beim ♀ von Julus terrestris dient der Speichel, um aus Erde eine Art Nest für die Eier zu machen (Sinclair).

C. Der Vorderdarm.

Die aufgenommene Nahrung gelangt durch Pharynx und Ösophagus, durch deren kräftige Peristaltik, und meist ohne sich in diesen Teilen aufzuhalten, unmittelbar in den Mitteldarm[2]).

Bei den allermeisten Arten geht der Ösophagus ohne weiteres in den Mitteldarm über, woselbst dann die eigentliche Verdauung stattfindet.

---

[1]) Herbst, C., Bibliotheca Zoologica Heft 9, 1891; Duboscq, O., Arch. Zool. expér. (3) Vol. 6, 1898; Heymons, R., Zoologica Bd. 13, 1901, H. 33, S. 99; Verhoeff in Bronn's Klassen und Ordnungen.

[2]) Plateau (Mém. Acad. Belgique T. 42, 1876 Nr. 2) beobachtet dies alles an Tieren, die er nach der Mahlzeit öffnete.

Nur bei Cryptops (C. savignyi, agilis und hortensis) findet sieh eine Art Kaumagen. Man findet bei dieser Gattung einen sehr langen ($^2/_3$ des ganzen Traktes!), weiten Vorderdarm, der gegen sein Ende hin eine Erweiterung erkennen läßt, die innerlieh eine große Zahl kutikulärer Bildungen besitzt: Haare, Haarpinsel etc. (je naeh Art); sie stehen auf der ganzen Oberfläche der Erweiterung und kehren durehweg die Spitze dem Munde zu. Die Bedeutung dieser Vorriehtung, die Verhoeff (in Bronn) treffend „Reuse" nennt, ist zunächst, die Nahrung festzuhalten. Es findet hier die Verdauung statt (wahrseheinlieh mit Mitteldarmsaft). Das Gelöste kann unmittelbar dureh die Reuse hindureh in den Mitteldarm gelangen. Die Hartteile (Chitin, Sandkörner) werden hier[1]) nieht ausgebroehen: einige Zeit nachdem die Verdauung stattgefunden hat, öffnet sieh dureh Muskelersehlaffung der Versehluß der Reuse (6 kräftige Wülste) und nun treten

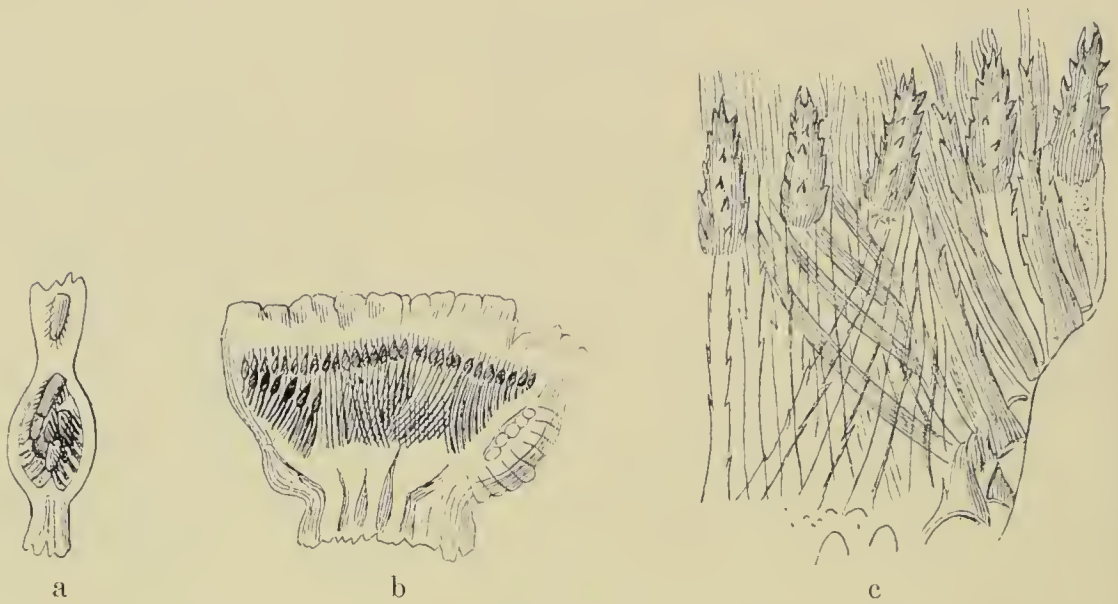


Fig. 214.

Cryptos Savignyi. a Kaumagen mit eingeschlossenen Teilen einer Spinne. b Kaumagen eröffnet, um die Chitinborsten und Stacheln zu zeigen. c ein Teil der Fig. b, stärker vergrößert (nach Plateau aus Biedermann).

aueh die Hartteile in den Mitteldarm ein (beobaehtet dureh Plateau an Rüekständen von einer Spinne ete.).

Somit ist die Bedeutung dieses Apparates noch rätselhaft. Um eine Kauvorriehtung handelt es sieh nach Plateau bestimmt nieht; bis auf weitere Untersuchungen müssen wir annehmen, die Reuse diene dazu, Lösliehes von den Rückständen zu trennen und in zeitlicher Aufeinanderfolge dem Mitteldarm zu übergeben.

D. Der Mitteldarm und die Verdauung in ihm.

Mit Ausnahme der Gattung Cryptops ist stets der Mitteldarm der längste Darmteil. Er ist zylindrisch, mit Divertikeln („Leberanhängen") versehen und fast stets gerade. Nur bei Glomeris beschreibt er eine Spiralwindung und ist daselbst fast doppelt so lang, als der Körper (31 : 19 mm).

[1]) Bei Corethralarven (siehe folgenden Abschnitt) findet sich eine ähnliche Einrichtung; die durch sie zurückgehaltenen Teile werden aber ausgebrochen. Das gleiche gilt für die Cardia der Decapoden (Astacus Homarus).

Der verdauende Saft.

Der Saft, den der Mitteldarm absondert und der — von der Gattung Cryptops abgesehen — auch im Mitteldarm seine Wirkung entfaltet, ist von bräunlicher bis bräunlich-grüner Farbe. Er reagiert in der Regel neutral, zuweilen schwach alkalisch, nur bei Julus schwach sauer. Plateau konnte in dem Saft keine Phosphate finden [1]).

Protease: Fliegenmuskeln werden durch den Inhalt des Darmes von Lithobius (und anderen Formen) bei 21 ° C weitgehend verändert („désagrégé"): Die Querschichten trennen sich voneinander und bei dem geringsten Drucke des Deckglases zerfallen sie vollständig (in 21 Stunden). Rindfleischstücke werden schon innerhalb 17 Stunden in eine visköse, körnige Masse verwandelt.

Milch wird nicht zur Gerinnung gebracht. Olivenöl wird emulgiert.

Plateaus Versuche, im Darminhalt von Lithobius und Julus Zucker nachzuweisen, durch den eine Amylase sich hätte zu erkennen geben können, schlugen fehl.

E. Die Sekretion des verdauenden Saftes.

Das Epithel des Mitteldarms und seiner Divertikel besteht aus hohen schmalen Zellen (Lithobius forficatus), die viel größer sind als die Elemente im Vorder- und Enddarm. (Bei Julus sabulosus ist das Epithel relativ niedrig, Adlerz). Eine Chitinintima fehlt ihnen völlig (im Gegensatz zu Vorder- und Enddarmzellen). Über die physiologische Histologie der Sekretion sind wir am besten durch Adlerz [2]) unterrichtet. Nach diesem Autor verhalten sich die Myriapoden (Julus, Lithobius) im wesentlichen gleich den Orthopteren. Da die Insekten sich in mancher Beziehung abweichend von den anderen Tieren verhalten, so wollen wir hier nur einiges Wenige andeuten, im übrigen aber auf die entsprechenden Abschnitte bei den Insekten verweisen. Abgesehen von einigen wenigen Schleim- (Becher-) Zellen (Balbiani) kommt im Mitteldarm unserer Tiere nur eine Zellart vor, die (wenigstens steht das durch Steudel [3]) jetzt bei Orthopteren etc. fest), je in verschiedenen Stadien ihres Lebens, absorbieren und sezernieren. Nach einem Ruhestadium (Absorptionsstadium, Steudel) gehen die Zellen in das Sekretionsstadium über: Im Plasma treten zahlreiche Vakuolen auf, deren Sekret sich oft unter der freien Zelloberfläche in einem einzigen größeren Sekretraume, mit körnigen Sekretmassen, ansammelt. Der Zellsaum wird abgestoßen. Bersten der Zelle oder Ausstülpung und Abschnürung kleiner Teile der Zellfront, je einen Teil des Sekrets einschließend, macht das Ferment frei (Adlerz).

F. Die Absorption.

Die Absorption ist nicht untersucht. Nach Analogie mit den Insekten (Steudel) wäre anzunehmen, daß alle Mitteldarmzellen, im Zustande der „Ruhe" absorbieren. Dieser Zustand zeichnet sich aus, durch

[1]) Phosphate sind für den Saft von Schnecken und Krebsen charakteristisch.

[2]) Adlerz, Gottfried, Bihang Svensk Vet.-Akad. Handl. Bd. 16, 1890, Afd. 4, Nr. 2.

[3]) Noch nicht veröffentlicht. Erscheint Zool. Jahrb. Abt. Physiol. Siehe Jordan, H. und A. Steudel, Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1911.

den Besitz dichten Plasmas und eines wohlausgebildeten Stäbchensaumes.

Bei Cryptops glaubt Plateau, der erwähnten Länge des Vorderdarms wegen, daß dieser zu resorbieren imstande sei. Ein Beweis für diese Annahme fehlt. Bei Diplopoden (insbesondere Glomeris), bei denen der Enddarm (verglichen mit demjenigen der Chilopoden) lang ist, wäre nach Plateau auch an Enddarmabsorption zu denken (siehe Orthopteren).

Gegen Ende des Mitteldarms bildet sich die Kotsäule, umschlossen bei Chilopoden von einer Kothülle (Lithobius, Himantarium). Bei Diplopoden fehlt die Hülle[1]). Die Kothülle ist „chitiniger Natur", denn sie kann stundenlang die Einwirkung konzentrierter Natronlauge aushalten, ohne sich zu lösen. Plateau betrachtet diese Membran als ein Sekret der Zellen des letzten Teiles des Mitteldarms, wo sie sich ja bildet. Nach Adlerz wird die Membran aus den abgestoßenen Zellsäumen gebildet.

G. Enddarm und Kot. Der Kot tritt in den Enddarm. Dieser ist bei den Fleischfressern so kurz, daß ihm irgendwelche Funktion kaum zukommen dürfte. Bei den Pflanzenfressern (Diplopoden) ist er länger, und wir hörten, daß Plateau mit der Möglichkeit einer Absorption in diesem Darmteile rechnet (trotz der vorhandenen Cuticula).

Der Kot wird als kleine, eiförmige Massen abgesetzt. Bei Glomeris dient erdiger Kot dem Weibchen dazu, die Eier einzeln mit einer Hülle zu versehen [2]).

H. Reservestoffe. Als Reserve ist Fett in besonderen bindegewebigen Körpern, „Fettkörpern", bekannt. Nach Dubosq sollen, wie bei Spinnen und Insekten, auch in diesen Fettkörpern Exkretkörner vorkommen.

Tausendfüßer (Himantarium, Julus) vermögen lange zu hungern.

Die Malpighischen Gefäße münden am Übergang von Mittel- zu Enddarm in diesen. Sie dienen nur der Exkretion.

IV. Die Insekten (Hexapoda).

A. Allgemeines über die Lebensweise der Insekten.

Die Insekten sind vornehmlich Landtiere. Gleich den Arachnoiden und Myriapoden befähigt sie zum Landleben, die Art ihrer Atmung.

---

[1]) Dies ist für Plateau ein Argument, das zugunsten der Enddarmabsorption bei diesen Arten spräche. Plateau und andere nennen die Kothülle „peritrophische Membran". Ich möchte diesen Namen für ein Gebilde reservieren, das bei vielen Insekten den Chymus innerhalb des Mitteldarms einhüllt, und durch welches die absorbierbare Nahrung hindurchzutreten hat. Siehe auch die Zusammenfassung am Schlusse dieses Bandes.

[2]) Humbert, Mitt. Schweiz. entom. Ges. Bd. 3, S. 540.

und die Ausbildung des Chitinpanzers, der sie vor Austrocknen schützt, und ihnen doch große Beweglichkeit gewährleistet. Diese Umstände und die enorme Anpassungsfähigkeit, welche das Material Chitin überhaupt zu besitzen scheint, machen die Insekten, als Ganzes genommen, zu der „erfolgreichsten" aller Landtiergruppen (Sharp).

Dafür spielen sie in der Wasserfauna nur eine ganz untergeordnete Rolle. Im Süßwasser finden wir zwar noch ziemlich viele Insektenarten vertreten, man denke an die zahlreichen Insektenlarven, die das Süßwasser beherbergt: diejenigen der Libellen, Ephemeriden, Phryganiden, der Mücken u. a. m. Dann gehören zu den Hemipteren einige Formen, die auch als ausgewachsenes Tier im, oder doch auf dem Wasser leben. Letzteres bezieht sich auf die Familie der Wasserläufer (Hydrodromici), während die Wasserskorpionwanzen (Nepidae) und die Rückenschwimmer (Notonectidae) im Wasser selbst leben. Auch unter den höherstehenden Insekten gibt es Wassertiere: z. B. die Schwimmkäfer (Dytiscidae, Hydrophilidae; so Käfer als Larven leben im Wasser). In der Meeresfauna hingegen spielen Insekten fast gar keine Rolle (Ausnahme die Hemipterengattung Halobates: Verwandt mit unseren (Süß-) Wasserläufern, leben sie auf deren Art, auf der (See-)Wasseroberfläche laufend).

B. Die Nahrung und der Nahrungserwerb bei den Insekten.

Eine allgemeine Darstellung der Ernährungsverhältnisse bei den Insekten schließt sich durch die gewaltige, hierbei in Frage kommende Mannigfaltigkeit aus. Es läßt sich kaum eine Art der Ernährung oder des Nahrungserwerbes denken, die bei den Insekten nicht verwirklicht wäre.

Die Zahl der vom Pflanzenreich ernährten Insekten, dürfte die der Fleischfresser sehr nennenswert überwiegen. Da ist kein Pflanzenteil, der nicht irgend einem Insekt zur Nahrung dienen könnte, von den saftigen Teilen (Wurzeln, Blättern, jungen Trieben, Knospen, Blüten, Früchten, Saft und Blütennektar) bis zum harten Holz. Was die Fleischfresser anbetrifft, so ist auch ihr Tisch mannigfaltig genug gedeckt: lebende Würmer, Mollusken, Arthropoden, ja kleine Wirbeltiere (junge Fische und Amphibienlarven etc.) werden von den echten Raubinsekten bewältigt, bei denen gelegentlich auch Kannibalismus beobachtet wird.

Andere sind Aasfresser, und wieder andere begnügen sich mit den letzten Abfällen pflanzlichen und tierischen Lebens, mit Kot oder verwesenden Pflanzenteilen. Stoffe, von denen man am allerwenigsten annehmen sollte, daß sie zu tierischer Nahrung dienen könnten, werden von Insekten gefressen: Leder, Wolle, Horn, Seide, Holz, wie schon gesagt, Wachs u. a. m. Zahlreich sind die Ekto- und Entoparasiten unter den Insekten. In der Darstellung der Lebensweise im einzelnen greifen wir Beispiele heraus, und lassen uns durch zwei Gesichtspunkte hierbei leiten: Einmal müssen wir die Ernährung solcher Tiere kennen lernen, bei denen die Vorgänge der Verdauung eingehender untersucht worden sind. Dann aber sollen uns Ernährungsarten beschäftigen, die aus irgend einem Grunde besonderes physiologisches Interesse beanspruchen können.

1. Insekten, die freilebend, ohne Hilfe anderer Lebewesen, sich die Nahrung verschaffen.

a) Insekten dieser Gruppe, mit tierischer Nahrung.

α) Räuber.

Wir wählen als erstes Beispiel räuberische Käfer (Coleopteren). Vornehmlich finden wir solche bei den Laufkäfern, den Carabiden. Es sind dies nicht nur meist arge Räuber, sondern die Jagd spielt sich bei ihnen in der einfachsten Form ab: sie ergreifen die Beute mit den Mandibeln, einer einfachen starken Zange (siehe Mundwerkzeuge), und nichts hilft ihnen dabei, als ihre Stärke, ihre Beweglichkeit und Schnelligkeit.

αα) Fang mit den Mandibeln. Carabus auratus dürfte als Beute jedwedes Fleisch annehmen, dessen sich zu bemächtigen er überhaupt imstande ist. Das gilt für ein Stück Rindfleisch etwa, das wir ihm reichen, wie für seine normale Nahrung: Regenwürmer, aber auch für Schnecken und Insekten, ja für seinesgleichen[1]).

Solch einen Carabus sah ich oft blitzschnell einen Regenwurm mit den Kieferzangen packen, worauf nach kurzer Zeit der Wurm, an der geklemmten Stelle, teilweise auf Grund seiner eigenen Bewegungen, durchriß. Darauf begann der Käfer seine Mahlzeit, die uns im nächsten Abschnitt beschäftigt. Bei einer Reihe von Beuteobjekten hängt der Erfolg des Angriffs davon ab, ob es dem Käfer gelingt, eine weniger gut geschützte Stelle des Opfers zu packen. Keineswegs findet ein Carabus stets sofort die geeignetste Angriffsstelle seiner Beute. Ich beobachtete den Angriff eines Carabus auratus auf einen Artgenossen, der vom Rücken her erfolgte, wobei der Angreifer vergeblich versuchte, in die starken chitinigen Flügeldecken seines Opfers zu beißen. Viel später fand ich (nach neuerlichen Versuchen) die Flügeldecken des Opfers entfernt; noch später lagen seine einzelnen entleerten Skelettteile zerstreut umher, die weichern Chitinelemente erschienen zerkaut und vielfach gefaltet. Die Beine, vom Rumpf getrennt, waren nicht leer. Fabre, der den Kannibalismus besonders beobachtet hat, gibt an, daß insbesondere die Weibchen den Männchen nachstellen; in erster Linie fallen solche Individuen ihren Artgenossen zum Opfer, deren Flügeldecken verletzt sind. Überhaupt scheint manches Objekt erst dann wirksam angegriffen zu werden, wenn es durch Verletzung einen Teil seines natürlichen Schutzes eingebüßt hat. So greift Carabus manche Gehäuseschnecken nur an, wenn man ihre Schale teilweise zerstört hat, dann aber wird im Laufe eines Nachmittags die Schale total leergefressen. Ebenso werden die Käfer Cetonia floricola und Timarcha tenebricosa angegriffen, wenn ihre Flügeldecken verletzt sind, während unser Carabus den Maikäfer und Cerambyx cerdo (grossen Eichenbockkäfer) selbst zu eröffnen vermag.

Was den Käfer zum Zupacken veranlaßt, steht nicht fest. Vielleicht ist es die Bewegung des Opfers, obwohl bei einem, im Glase beobachteten Käfer es schwer ist, durch geeignete Bewegung etwa eines Fleischstückes, ihn zum Angriff zu veranlassen. Ja, ich sah einen Regenwurm unter den Mundwerkzeugen eines Carabus langsam vorbeikriechen, den Käfer

[1]) Fabre, (J. H., Le Carabe doré, in Souvenirs entomologiques. Paris, Delagrave 1907, Sér. 10, p. 215), nennt als Beute des C. auratus: Schnecken, Raupen, Regenwürmer, Cetonia floricola, Timarcha tenebricosa, Maikäfer, Cerambyx cerdo und seinesgleichen.

dabei berührend, ohne daß ein Angriff erfolgt wäre. Mit einem Male, aber etwa erst nach 10 Minuten, stürzte sich der Räuber auf den Wurm, durchtrennte ihn und begann sofort seine Mahlzeit. Ob das „Erkennen" der Beute auch in der freien Natur, unter sonst gleichen Bedingungen, so lange Zeit in Anspruch genommen haben würde, steht damit keineswegs fest, ja es erscheint dies höchst zweifelhaft[1]). Eine wie wirksame Angriffswaffe die Kieferzangen sind, kann man vortrefflich bei Calosoma sycophanta be-

Fig. 215.

Larven einer Libelle (Aeschna) links und des gelbrandigen Schwimmkäfers (Dytiscus marginalis L.) rechts. Die eine Libellenlarve hat mit ihrer vorgeschleuderten Unterlippe einen Egel ergriffen. Die untere Schwimmkäferlarve bohrt ihre Kiefer in eine Kaulquappe (nach Hesse-Doflein).

obachten: Der Käfer stürzt sich auf eine lebende Raupe, schlägt ihr blitzschnell die Kiefer in den Körper, Kiefer, die mit einem Schlage den Hautmuskelschlauch des Opfers zu durchlöchern vermögen. Die aus den geschlagenen Löchern austretenden Organe, in erster Linie der Fettkörper, dienen dann der Mahlzeit.

Die Kieferzangen der Larve von Dytiscus (Fig. 215) sind zu einem ganz besonders wirksamen Fang- und Freßapparat umgebildet, wir werden

[1]) Jordan, H., Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 85. Beobachtet wurde in einem Glasgefäß.

Fig. 216.

Wasserjungfer (Libellula quadrimaculata L.). Das obere Tier zeigt die Fangstellung der Beine (Fang eines fliegenden Insekts) (nach Hesse-Doflein).

uns eingehend mit ihnen zu beschäftigen haben. Die Larven schnappen mit diesen Zangen nach allem, was sich bewegt. Dabei können sie selbst einen Menschen empfindlich in den Finger beißen. Erweist sich aber der erschnappte Gegenstand als lebende Beute, so nimmt man wahr, daß diese nach kurzer Zeit schon ihre Bewegungen einstellt und abstirbt. Nimmt man nun zu diesen Untersuchungen, als Beuteobjekt, etwa eine Stubenfliege, so überzeugt man sich leicht, daß die rein mechanischen Verletzungen, die man ja mit einer Nadel nachmachen kann, den Tod des Tieres in kurzer Zeit nicht herbeiführen. Nagel[1]) schließt auf die Sekretion eines Giftstoffes, die aber nur stattfindet, wenn die Larve in ein Beuteobjekt gebissen hat. Das mutmaßliche Gift gelangt in die Wunde durch je einen Kanal, welcher jeden der beiden Zangenarme in der Längsrichtung durchbohrt und, an der Zangenspitze mündend, diese mit dem Vorderdarm in Verbindung setzt.

Auch im ausgewachsenen Zustande sind diese Tiere große Räuber. Sowohl Larve als Käfer fressen u. a. junge Fische und sollen dadurch der Fischzucht schaden (Leunis-Ludwig Synopsis). Unter den Nahrungsmitteln, die man den gefangenen Wasserkäfern zur Not reichen kann, nennt Taschenberg[2]) Ameisenpuppen, Frosch- und Fischbrut, Wasserschnecken, oder eine tote Maus. Die von den räuberischen Käfern aufgenommenen Nahrungsmengen können staunenswert groß sein. Ich[3]) sah einen Carabus auratus

[1]) Nagel, W. A., Biol. Zentralbl. Bd. 16, 1896, S. 51.

[2]) Brehms Tierleben. Leipzig, Wien 1900.

[3]) Jordan, H., Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 85.

ein Fleischstück von 1 cm Länge und ½ cm Dicke verzehren. Und wer etwa Dytiscus oder seine Larven in Aquarien hält, kennt deren große Gefräßigkeit (siehe Fußnote 2 Seite 492).

ββ) Die Jagd im Fluge. Die Libellen (Fig. 216) sind durch eine Reihe von Einrichtungen, die wir noch zum Teile kennen lernen, wenn wir uns mit der Physiologie des Nervensystems und der Sinnesorgane befassen, zum Fang fliegender Insekten befähigt: Die Beine zeigen eine Stellung, die sie als eine Art Fangkorb erscheinen läßt, wozu auch ihre, nach vorn gerückte Lage, sowie ihre starke Behaarung wesentlich beiträgt. Die Beute, einmal in diesem Korbe, wird dem Munde übergeben [1]). Man hat diese Art der Jagd mit der Weise verglichen, auf welche die Nachtschwalben (z. B. Caprimulgus, der Ziegenmelker) Insekten im Fluge erhaschen.

γγ) Beispiele besonderer Fangapparate. Bei den sehr gefräßigen Larven der Libellen ist ein Teil der Mundwerkzeuge, die sog. Unterlippe (vgl. die Beschreibung der Mundwerkzeuge) zu einer eigenartigen Fangvorrichtung umgestaltet (Fig. 217): Ein Fangarm, aus zwei Gliedern bestehend, seinerseits gelenkig mit dem Kopf verbunden, und an seinem freien Ende mit einer beweglichen Zange versehen [2]). In der Ruhe liegt dieser Fangapparat „zusammengeklappt" der Unterseite des Kopfes an: nähert sich aber eine Beute, so wird er vorgeschleudert, er ergreift mit den Haken das Opfer und zieht es heran [3]) (Fig. 215 links). Die Länge des Fangarmes ist recht beträchtlich: z. B. bei einer Äschnalarve betrug die volle Länge 17 mm bis zur Zangenspitze.

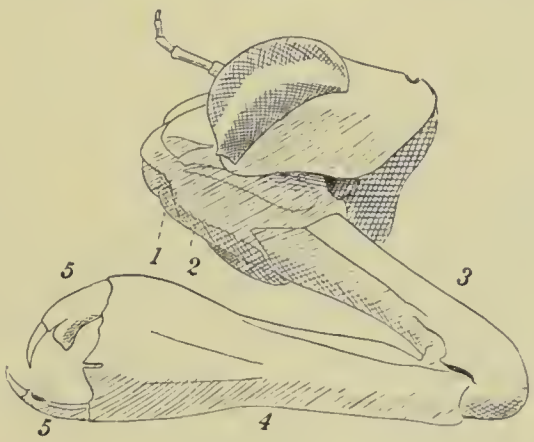


Fig. 217.

Kopf der Larve einer Libelle (Äschna) schräg von unten. 1 Mandibeln, 2 vordere Maxillen, 3 und 4 Stammglieder der Unterlippe, 5 deren äußere Kauladen (nach Hesse-Doflein).

Die Fangbeine („Raubbeine") der Mantiden (Fig. 218). Ähnlich, wie wir das bei Squilla mantis kennen lernen, ist bei Mantiden (z. B. Mantis religiosa) das vordere Beinpaar zum Beutefang eingerichtet: Die beiden äußeren („distalen") Glieder des eigentlichen Beines, Femur (Schenkel) und Tibia (Schiene) artikulieren derart miteinander, daß die Tibia nach hinten auf das Femur geklappt werden kann, wie die Klinge eines Taschenmessers auf das Heft. An den, im zugeklappten Zustande einander zugekehrten Kanten der beiden Glieder, befinden sich starke Zähne. Durch blitzschnelles Zusammenklappen vermag Mantis Beute zu fangen und festzuhalten, so daß sie imstande ist, auch von größeren Tieren Stücke abzunagen. Auf diese Weise sollen große Mantidenarten sich sogar, neben Insekten, kleinerer Vögel bemächtigen können [4]). Ganz ähnliche

[1]) Vgl. hierüber Sharp, David, Insects Pt. 1. London, Mac Millan 1901: Plateau, Mém. Acad. Belgique T. 42, 1875, Mém. 2.

[2]) Diese Glieder sind nichts anderes als die beiden sog. Stammglieder der Unterlippe, die Zangenhaken aber sind ihre (äußeren) „Kauladen".

[3]) Hesse, R. (und Doflein), Tierbau und Tierleben. Leipzig und Berlin, Teubner, 1910.

[4]) Burmeister, Berliner entomol. Zeitschr. Bd. 8, 1864, S. 234 nach Beobachtungen von Hudson. Mantis argentina 78 mm lang. Der Vogel war Serpophaga suberistata. Vgl. auch Taschenberg, Brehms Tierleben, Insekten. Leipzig 1900, S. 582.

„Raubbeine“ wie bei den Mantiden finden sich bei den Wasserskorpionwanzen (Nepidae).

$\delta\delta$) Beutefang durch künstliche Mittel (Fallen). Die Larve von Myrmeleon (Ameisenlöwe) lebt im Sand und gräbt in diesen trichterförmige Löcher, in deren Grund sie selbst, im Sande versteckt, sitzt, derart, daß nur ihr Fangorgan vorragt: die gezähnten Mandibeln, die im Verein mit den Unterkiefern hier eine eigentümliche Zange bilden, auf die wir noch zurückkommen. Der Trichter, der übrigens auf recht interessante Weise hergestellt wird (vgl. Taschenberg, Brehms Tierleben, Insekten 1900, S. 526), weist bei ausgewachsenen Larven etwa 5 cm Tiefe und 7,8 cm größten Durchmesser auf.

Kleine Tiere wie Ameisen (daher der Name), aber auch Raupen, Asseln, Spinnen, die an den Rand solch eines Trichters kommen, werden

Fig. 218.

Gottesanbeterin (Mantis religiosa). Beutefang mit den Raubbeinen; (ganz links ein Eierpaket, aus welchem einzelne Larven hervorkommen). Natürliche Größe (aus Brehms Tierleben).

durch einen „Fehltritt“ leicht in den Trichter fallen, wo die große Kieferzange der Larve sie ergreift, und nach mehr oder weniger starker Gegenwehr bewältigt. Die eigentliche Aufnahme der Nahrung wird uns noch kurz beschäftigen.

β) Insekten, denen tote tierische Substanzen zur Nahrung dienen.

Wir wollen hier nicht auf den Umstand hinweisen, daß von vielen Insekten (auch von manchen Raubinsekten gelegentlich) Aas aufgenommen wird. Wir wollen uns vielmehr einige Besonderheiten ansehen:

$\alpha\alpha$) Insekten, die in verwesenden tierischen Stoffen leben. Eines der bekanntesten Beispiele ist der Käfer Necrophorus vespillo, der Totengräber. Käfer und Larve leben an Tierleichen. Liegt irgendwo (etwa im Wald) eine tote Maus oder ein toter Vogel etc., so finden sich bald mehrere dieser Käfer ein, und wenn das Aas und der Boden, auf dem es liegt, geeignet sind, so beginnt das merkwürdige Einscharren: Die Totengräber schieben sich unter die Leiche, und beginnen

unter ihr den Boden wegzuscharren. Die Leiche sinkt nach, und so gelingt es den Gräbern, solch ein Aas, wenn der Boden weich ist, bis 30 cm tief zu begraben; über ihm wird der Boden geebnet. Nun paaren sich die Käfer und die befruchteten Weibchen begeben sich wieder in die Erde zu dem verscharrten Kadaver, wo sie 5—6 Tage bleiben, die Eier abzulegen. Die Larve entwickelt sich dann an dem Aas. Läßt sich dieses der Bodenbeschaffenheit wegen nicht eingraben, so benutzen es die Käfer zur eigenen Nahrung [1]).

Daß derart die Muttertiere ihre Eier auf irgendwelche verwesenden tierischen Stoffe legen, ist bekanntlich nicht eben eine seltene Erscheinung. Wir wählen als weiteres Beispiel die Larven der Fleischfliegen, die vor allem durch Weinlands wichtige Arbeiten für unsere eigentlich physiologischen Probleme außerordentliche Bedeutung erlangt haben.

Das Weibchen von Calliphora (Musca) vomitoria (Fleischfliege) legt ihre zahlreichen (bis an 200) Eier an „Fleisch", ferner an Aas und alten Käse (Leunis-Ludwig). Die Auswahl der Substanz geschieht offenbar lediglich auf Grund des Geruches. Das ergibt sich aus gewissen abnormen Stellen der Eiablage: einmal etwa in unsauber gehaltene Wunden etc. von Tieren, wie wir im Abschnitt über Parasitismus sehen werden. Dann aber lassen die Fliegenweibchen sich auch durch den Geruch der sog. Aaspflanzen (Stapelia, dann Araceen, Aristolochien) zur Eiablage verleiten, die dann nicht ihren Larven, sondern den Pflanzen Nutzen bringt: Die Pflanzen werden nämlich bei dieser Eiablage bestäubt.

In der Norm, auf Fleisch oder Analogem ausschlüpfend, nähren sich die Larven während ihrer Larvenzeit (8—14 Tage) von der Substanz. Bogdanow [2]) gelang es, diese Larven künstlich zu ernähren, indem er Glaswolle mit Nährlösung tränkte und die Tiere darauf brachte. Es genügt alkalisierte „Pepton"-Lösung (Albumosen und etwas Pepton) von 5—10%, doch gedeihen sie besser bei Zusatz von Fleischextrakt und etwas Stärkemehl. Immerhin entwickeln die Larven sich hierauf langsamer als auf frischem Fleisch.

Fabre [3]) züchtet Caliphoralarven einige Zeit auf geronnenem Eiereiweiß.

ββ) Trockene tierische Stoffe dienen als Nahrung. Die „Speckkäfer" (Dermestidae) sind im Freien nicht selten Aasfresser, die sich innerhalb menschlicher Wohnungen aber dadurch auszeichnen, daß sie einer Reihe von Stoffen, wie Horn, Haaren, Federn verderblich werden, deren Tauglichkeit zu tierischen Nahrung befremden muß. Wir kommen auf die Ernährung durch solche Stoffe in einem besonderen Abschnitte zu sprechen. Hier sei nur des, gleichfalls zu den Dermestiden gehörigen Anthrenus museorum gedacht, dessen Larve ein gefürchteter Gast in Insektensammlungen ist. Sie lebt z. B. in den Leibern der aufgestellten Insekten und zerfrißt sie von innen her.

b) Omnivoren.

Es gibt unter den Insekten eine Anzahl ausgesprochener Omnivoren. Wir wollen als Beispiel die Nahrungsmittel der Küchenschabe Periplaneta

---

[1]) Taschenberg, Brehms Tierleben 1900, S. 66.
[2]) Bogdanow, Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt. 1908, S. 173.
[3]) Fabre, Souvenirs entomologiques. Paris, Delagrave 1907, Sér. 10.

orientalis hier aufzählen[1]). Kaum läßt sich irgend eine pflanzliche oder tierische Substanz ausschließen: Rinde, Blätter, Papier, wollene Kleider, Zucker, Käse, Brot, Schuhwichse, Zitronen, Tinte, Fleisch, Fisch, Leder, die Leichen ihrer Artgenossen, ihre eigene in der Häutung abgeworfene Haut, ihre eigenen leeren Eischalen.

c) Pflanzenfressende Insekten im Allgemeinen.

Wie wir schon andeuteten, sind die Insekten vorwiegend Pflanzenfresser. Selbst unter den Carabiden, die wir als Räuber in erster Linie kennen lernten, gibt es Herbivoren (z. B. Harpalus, Zabrus, Amara). Sie sollen z. B. auf reifen Erdbeeren gefunden werden (Sharp). Die den Carabiden immerhin nahestehenden Hydrophiliden sind gleichfalls herbivor, wenn auch ihre Larven zu den Fleischfressern gehören.

Um einen Begriff von der chemischen Zusammensetzung des pflanzlichen Hauptnahrungsmittels, des Blattes zu geben, mag hier eine Analyse von (japanischen) Maulbeerblättern folgen, wie sie Seidenraupen zur Nahrung dienen[2]): Zu Beginn der Versuche (Anfang Mai) wiesen die Maulbeerblätter folgenden Gehalt auf: an Wasser 75,59%, an Trockensubstanz 24,41%. Die Trockensubstanz bestand aus: Rohprotein 32,89%, Rohfett 5,15%, Rohfaser (Cellulose etc.) 9,80%, stickstofffreie Extraktstoffe 44,46%, Asche (Kohlenstoff- und Kohlensäurefrei) 7,70%, Gesamtstickstoff 5,262 (davon zum Eiweiß gehörig 3,902%). Späterhin, gegen die Verpuppungszeit, ändert sich diese Zusammensetzung. Der Prozentgehalt an Trockensubstanz im ganzen, Rohfaser und Asche steigt, an stickstoffhaltiger Substanz und Fett nimmt er ab. Die nichteiweißartigen stickstoffhaltigen Stoffe wandeln sich in Eiweiß um. Zu bedenken ist, daß Maulbeerblätter ein besonders günstiges Futter sind. Bei reichlicher Ernährung fressen die Raupen nur einen Teil des Blattgewebes, sie wählen die zarteren und nahrhafteren Teile des Blattes aus. Man muß ihnen 2½mal so viel geben, als sie fressen.

Im ganzen können wir von den Pflanzenfressern nur einige Formen erwähnen, die für den Menschen im allgemeinen, oder im besonderen für unsere physiologischen Zwecke hervorragende Bedeutung haben.

Insekten, die durch Vertilgung großer Mengen lebender Pflanzenorgane in den Kulturen Schaden anrichten. Man wird hier vielleicht zuerst an die Maikäfer denken (Melolontha vulgaris), die im ausgewachsenen Zustande großen Schaden durch Abfressen des Laubes von Laubbäumen (Eichen, Ahorn, Buchen, Roßkastanien, Birken, Weiden, Pappeln, Pflaumen- und Kirschbäumen etc.) anrichten. Auch Nadelbäume (Lärchen, männliche Blüten der Kiefern) werden nicht verschont. Die Larven (Engerlinge) schaden, durch Benagung der Wurzeln, den Holz- und Ackerpflanzen.

Ferner spielen, als wahre Landplage, eine große Rolle die Wanderheuschrecken, Arten, die zur Familie der Acridier gehören und die ganz ungeheure Mengen pflanzlicher Stoffe vernichten. Meist handelt es sich um Getreidearten (Gramineen), aber auch andere Pflanzen, z. B. in einem Falle Tabak (von Acridium peregrinum) werden befallen. Die Larven der

---

[1]) Nach Miall, L. C. and Alfred Denny, The Structure and Life-History of the Cockroach (Periplaneta orientalis). London, Lovell Reeve & Co., 1886.

[2]) Kellner, O. (T. Sako und J. Sawano), Landwirtsch. Versuchsstation Bd. 30, 1884, S. 59.

Schmetterlinge (Lepidopteren), also die Raupen tun in vielen Fällen durch Vernichtung großer Blattmengen unabsehbaren Schaden. Dies hängt einmal mit dem gelegentlich massenhaften Auftreten dieser Tiere zusammen, dann aber mit ihrer großen Gefräßigkeit. Larven sind eben Wesen, deren Lebensbedeutung sich so ziemlich auf Nahrungsaufnahme beschränkt. Sollen sie doch für die nötigen Reserven zur Puppenruhe und z. T. selbst für das Geschlechtsleben im ausgewachsenen Zustande sorgen. Dazu kommt, wie wir zeigen werden, eine nicht allzuweit gehende Ausnützung der Nahrung. — Wir nennen hier z. B. die Raupen vom Kohlweißling (Pieris brassicae), ferner etwa von der Nonne (Lymantria monacha). Die Nonnenraupen werden hauptsächlich Nadelwäldern gefährlich; bei massenhaftem Auftreten dieser Tiere können ausgedehnte Waldungen vernichtet werden; hierzu trägt auch der Umstand bei, daß sie die Blätter und Nadeln an der Basis anfressen, sodaß ein großer Teil hiervon ungenützt auf den Boden fällt. Bei einem anderen Schädling, der mit der Nonne zur gleichen Familie der Spinner (Bombycidae) gehört, nämlich beim Kiefernspinner (Lasiocampa oder Gastropacha pini) schätzt Ratzeburg den durchschnittlichen Verbrauch einer Raupe vom Ei bis zur Verpuppung auf 1000 Nadeln! Auch die Raupen des Eichenprozessionsspinners (Thammatopoea processionea) wären hier zu nennen, die in Gespinsten zusammenleben, von denen aus sie täglich (am Abend) prozessionsartig zum Futterplatz kriechen; und viele andere. Blattzerstörer von praktischer Bedeutung für den Menschen finden sich keineswegs ausschließlich bei Käfern, Schmetterlingsraupen und Heuschrecken, davon kann man sich leicht durch einen Blick in irgend ein Lehrbuch der Forstzoologie überzeugen [1]).

d) Über Spezialismus (Homophagie) bei den Pflanzenfressern, bei Raupen im besonderen.

Bei den pflanzenfressenden Insekten kommt es oft genug vor, daß eine Insektenart unter normalen Bedingungen mit ihrer Ernährung auf eine einzige Pflanzenart angewiesen ist [2]). Sehen wir von den auf Pflanzen schmarotzenden Insekten ab, so sind diese wichtigen Verhältnisse am besten bei den Schmetterlingsraupen untersucht. Die Zugehörigkeit einer Raupenart zu einer bestimmten Pflanze drückt sich nicht selten schon im Namen des Schmetterlings aus. Ich erinnere an Vanessa urticae, deren Raupe auf zwei Arten der Gattung Urtica (Brennnessel) lebt, Lasiocampa (Dendrolimus) pini, auf Pinusarten. Schon aus den Beispielen sieht man, daß der Begriff „Monophagie“ nicht ganz scharf zu fassen ist. Einige unter sich verwandte Pflanzenarten stehen allen diesen Monophagen zur Verfügung. Dann gibt es wieder Formen, die sich überhaupt nicht auf eine Pflanzengattung beschränken, sich aber doch nur von einer relativ geringen Zahl Pflanzen zu ernähren vermögen. So lebt Vanessa cardui auf Disteln, Brennnesseln und der Schafgarbe [3]). Im Gegen-

[1]) Vgl. zu alledem Judeich, J. F. und H. Nitsche, Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. Wien, E. Hölzel, 1895, 2 Bde.; ferner Nüßlin, Otto, Leitfaden der Forstinsektenkunde. Berlin, Parey 1905.

[2]) Bei Insekten mit tierischer Nahrung sind mir nur Parasiten und die Larven der solitären Wespen (S. 507) als Spezialisten bekannt. Die besten Beispiele monophager Insekten sind die Holzinsekten (Borkenkäfer u. a.), die wir aber ihres physiologischen Interesses wegen in einem besonderen Abschnitt behandeln.

[3]) Zugleich ein Hinweis dafür, daß der auf eine Futterpflanze bezogene Artname keineswegs immer strenge Monophagie anzeigt!

satz zu all diesen Formen stehen die eigentlich „polyphagen" Arten, die eben nicht wählerisch sind.

Wenden wir uns nun einzelnen physiologisch sehr wichtigen Erscheinungen des „Spezialismus" zu:

α) Gelegentlich oder unter abnormen Bedingungen, gehen mehr oder weniger spezialisierte Raupen auch an ihnen ungewohnte Pflanzen.

Am besten sind wir hierüber bei den, zu praktischen Zwecken vielfach untersuchten Seidenraupen unterrichtet. Während Weinland[1]) Bombyx mori, als Spezialisten des Maulbeerbaums angibt (S. 310), gibt es in Wirklichkeit eine ganze Anzahl von Pflanzen, mit denen man mehr oder weniger vorteilhaft diese Tiere ernähren kann.

So werden z. B. folgende Pflanzen von verschiedenen Autoren als mögliche Nährpflanzen angegeben: Machura aurantiaca, Cudrania triloba, Brussonetia papyrifera, Scorzonera hispanica, Bohemeria nivea[2]). Unter anderen soll Machura aurantiaca ein durchaus ebenso gutes Futter sein, wie die Blätter der besten Maulbeerart, Morus alba; sie wird in der Praxis auch viel verwendet. Andere Surrogate, nur in Not angewandt, werden weniger gute, aber immer noch brauchbare Resultate liefern. Auch findet im Laufe mehrerer Generationen Gewöhnung statt: Harz[3]) erzielte mit Scorzonera hispanica (gewöhnliche Schwarzwurzel) im Jahre 1886 = 1,1 % an Kokons, im Jahre 1887 = 7,5 %, im Jahre 1889 = 34,38 % an Kokons.

Mit alledem ist die Liste der Pflanzen, welche gelegentlich von Seidenraupen gefressen werden, keineswegs erschöpft. Ich habe mich oft davon überzeugt, daß die Raupen auch Blätter von Kopfsalat annehmen und in ziemlichen Mengen verzehren. Doch scheint der einzige Ersatz für Maulbeerblätter, bei dessen ausschließlicher Anwendung die Raupen in normaler Zahl zur Verpuppung kommen, eben Machura zu sein[4]).

Auch in der Natur kann man beobachten, daß „monophage" Raupen an, ihnen fremde Pflanzen gehen. Köppen[5]) berichtet über einen Fall, wo Vanessa cardui aus Mangel an ihrem normalen Futter, die „Obstgartenpflanzen" überfiel und Pictet[6]) berichtet, daß Abraxas grossulariata[7]), den man lange für monophag hielt, jetzt nicht selten als Raupe auf Eichen, Schwarzdorn, Weißdorn, Pfaffenhütchen gefangen worden ist.

β) Einfluß des Futterwechsels auf Raupe und Schmetterling. Daß die Beschränkung auf eine mehr oder weniger geringe Zahl von

---

[1]) Weinland, E., Verdauung und Resorption bei Wirbellosen aus Oppenheimer, Handbuch der Biochemie Bd. 3, Hälfte 2. Jena, G. Fischer 1909.

[2]) Verson, E. ed E. Quajat, Il filugello e l'arte sericola. Padova e Verona Fratelli Drucker 1896.

[3]) Harz, C. O., Eine neue Züchtungsmethode des Maulbeerspinners Bombyx mori L. mit einer krautartigen Pflanze. Stuttgart 1890.

[4]) Vgl. zu alledem auch Bachmetjew, experimentelle entomologische Studien Bd. 2. Einfluß der äußeren Faktoren auf Insekten. Sophia, Staatsdruckerei 1907 mit zahlreicher Literatur über diese Frage. Nach Verson und Quajat (l. c. S. 221) ist B. mori durch die Domestizierung zum Monophagen geworden; er sei ursprünglich polyphag gewesen.

[5]) Köppen, Schädliche Insekten Bd. 3 (Russisch, nach Bachmetjew S. 705).

[6]) Pictet, Arnold, C. R. 6e Congr. intern. Zool. 1904, p. 490.

[7]) Stachelbeerspanner an Stachel- und Johannisbeeren, Schlehen etc.).

Futterpflanzen keine „Gewohnheit" der Raupe, sondern eine physiologische Notwendigkeit für sie ist, geht aus den zahlreichen, meist schädlichen Einwirkungen hervor, welche Futterwechsel verursacht. Das hörten wir schon bei der Seidenraupe: es gibt Surrogate für Maulbeerblätter, welche gefressen werden, bei deren ausschließlicher Verfütterung aber nur wenig, oder gar keine Raupen ihre Reife erlangen. Auch wenn diese erlangt wird, so ist zuweilen nicht alles in der Entwicklung der Tiere normal: die Seidenkokons sind oftmals klein und zu leicht. Schon die verschiedenen Arten, ja Varietäten des Maulbeerbaums sind keineswegs ohne Einfluß auf die Beschaffenheit des Kokons, und damit auf den Preis, der mit der Seide erzielt wird. Aber die Änderungen an den Raupen und Schmetterlingen können noch anderer Natur sein. Durch verschiedene Futterpflanzen können Unterschiede in der Färbung bedingt werden; experimentell, wie in der Natur (Aberrationen)[1]). Ferner bedingt eine Nahrung, die, im Verhältnis zur gewohnten, schwer verdaulich ist, eine Verlängerung der Raupenzeit, dadurch wird das Puppenstadium abgekürzt, und der Schmetterling schlüpft mangelhaft pigmentiert aus. Auch auf die Geschlechtsbildung hat die Art der Nahrung einen Einfluß.

γ) Was veranlaßt die Raupen zur Wahl bestimmter Nährpflanzen? In erster Linie haben wir darauf hinzuweisen, daß in vielen Fällen von einer Nahrungsauswahl durch das betreffende Individuum, bei vielen Raupen und anderen Insekten gar keine Rede ist: Das Muttertier legt die Eier an die betreffende Nährpflanze, (ähnlich wie etwa Calliphora vomitoria die Eier auf das, von der Brut zu verzehrende Fleisch absetzt). Damit hört das Problem auf (für die Gegenwart), physiologischer Natur zu sein und rückt in das Bereich der theoretischen Biologie: phylogenetische Entstehung eines „Instinktes". Immerhin gibt es Fälle genug, wo Raupen ihre Nahrung selbständig aufsuchen; andererseits macht man bestimmte physiologische Ursachen für die phylogenetische Entstehung des in Frage stehenden Mutterinstinktes verantwortlich. Was veranlaßt die Raupe zu ihrer Wahl, wenn eine solche stattfindet; welcher Zweckmäßigkeitsfaktor hat die Bildung des erwähnten Mutterinstinktes veranlaßt?

Man hat versucht, diese Frage sozusagen zu einer kulinarischen zu machen: Die betreffende Pflanze habe für die Raupe besonderen Wohlgeschmack; ja Lagerheim[2]) meint, im Gerbstoff diese wohlschmeckende Substanz suchen zu müssen. Nur gerbstoffhaltige Pflanzen, meint er, werden bevorzugt. Grevillius[3]) konnte für manche Fälle diese Angabe bestätigen, ja zeigen, daß Goldafterraupen (Euproctis chrysorrhoea), die Blätter von Stellaria media, die wie Degener zeigte, keinen Gerbstoff enthalten, nicht anrühren. Wurden aber solche Blätter mit Tanninlösung bepinselt, so wurden sie nach ein paar Tagen gefressen. Eigenartig dabei ist, daß das Tannin von den Raupen offenbar zur Ernährung gar nicht verwandt wird: es konnte zum größten Teil im Raupenkot wiedergefunden werden. Es wäre der Gerbstoff daher als eine Art

[1]) Pictet, A., Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève Vol. 35, p. 45, z. B. Ellopia prosapiaria gibt, auf der Kiefer lebend, rötliche Schmetterlinge. Nährt sich die Raupe auf der Fichte, so bildet sie einen grünen Schmetterling (Aberratio prasinaria). Vgl. aber zu alledem dasjenige, was wir im Abschnitt über Pigmentbildung aus der Nahrung kennen lernen werden: M. v. Linden hat nachgewiesen, daß das rote Vanessenpigment aus dem gefressenen Chlorophyll stammt. So wäre eine Erklärung der Beeinflussung der Falterfarbe durch die Nahrung denkbar.

[2]) Lagerheim, G., Entomol. Tidskrift Stockholm Bd. 21, 1900, p. 209.

[3]) Grevillius, A. Y., Beiheft 2, Bot. Zentralbl. Bd. 18, Abt. 2, S. 222.

Reizmittel (Gewürz, Geschmackstoff) aufzufassen. Übrigens fand Grevillius, daß die Vorliebe, welche die Goldafterraupe für eine Futterpflanze zeigt, keineswegs immer dem Tanningehalt proportional ist. Polygonum amphibium, f. terrestris, enthält nur geringe Mengen Tannin und wird von Goldafterraupen verhältnismäßig gern gefressen, während die sehr gerbstoffreiche Art, Alnus glutinosa, zwar gelegentlich kahl gefressen wird, nicht aber zu den bevorzugtesten Futterpflanzen gehört. Mag der Gerbstoff nicht das einzige sein, die Rolle eines Reizmittels bei der Nahrungsauswahl scheint ihm zuzukommen.

Abgesehen von der chemischen Natur eines zur Nahrungsaufnahme reizenden Stoffes, ist das Gebundensein an gewisse Pflanzen jedoch sicherlich durch die geringe Anpassungsfähigkeit des Organismus mehr oder weniger monophager Raupen an ungewohnte Futterpflanzen, zu erklären: Verdauung oder Stoffwechsel setzt die Aufnahme der angestammten Pflanze voraus. Falsch gefütterte Raupen (Seidenraupen [1])) wachsen schlecht, und gehen oftmals zugrunde. An diesen Umstand ist das Vermögen, etwa des Muttertiers, die richtige Pflanze auszuwählen, eine Anpassung.

Die Annahme ungewohnter Futterpflanzen, die dann zu Aberrationen, verkümmerten Formen etc. führen kann, wird denn auch in der Regel durch Not veranlaßt. Die Tiere (Raupen oder Schmetterlinge) wandern über die Höhenregion hinaus, in der ihre Futterpflanze gedeiht (Pictet); oder es herrscht ein Mißverhältnis zwischen der Falterzahl und den zur Verfügung stehenden, normalerweise zur Nahrung dienenden Gewächsen, so daß einzelne Schmetterlingsweibchen die Eier an Pflanzen legen, die von der Raupe nur selten, ja gar nicht gefressen werden (Grevillius).

In einem Falle besonders großer Überhandnahme von Schmetterlingen, beobachteten Fernald und Kirkland [2]), wie der Goldafter seine Eier an Baumstrünke und Laternenpfähle und ähnliche Orte ablegte.

e) Besondere Arten pflanzlicher Ernährung.

α) Die Obstmaden gehören zu den Kleinschmetterlingen und zwar zu den Wicklern (Tortricidae). Carpocapsa pomonella (Apfelwickler) legt die Eier einzeln an unreife Äpfel und Birnen. Die junge Raupe bohrt sich in die Frucht ein, bis sie an die Kerne kommt, von denen sie sich vorzugsweise ernährt (Leunis - Ludwig) [3]).

---

[1]) Bei Seidenraupen wissen wir durch Kellner (Landwirtsch. Versuchsstation Bd. 30, 1884, S. 59), daß ihre Maulbeerblätter ein besonders kräftiges, zartes Futter sind, sie übertreffen selbst die meisten Leguminosensamen durch Reichtum an Eiweiß und Fett. (Die Untersuchungen beziehen sich auf Blätter japanischer Bäume.)

[2]) Fernald, C. H. and Kirkland, A. H., Massachusetts State Board of Agriculture Boston 1903.

[3]) Wir wollen nebenbei darauf hinweisen, daß es auch Schmetterlingsraupen gibt, die von tierischen Stoffen leben. Es sind gleichfalls Kleinschmetterlinge und sie gehören zu der Familie der Zünsler (Pyralidae). Aglossa pinguinalis lebt als Raupe in Fetten („Schmalzzünsler"), wie Schmalz, Butter, Fettvorräte. Ein anderer Zünsler, die Bienenmotte, lebt von Wachs und Puppenhäuten der Bienen (siehe unten). Ferner beobachtet man bei manchen Raupen gelegentlich, daß sie andere Raupen überfallen und auffressen (wurde bei Cosmia trapezina, C. diffinis etc. beobachtet). Der Sammler nennt solche Raupen „Mordraupen". Doch soll derartiges nur in der Gefangenschaft, in der Raupenschachtel, nicht in der freien Natur vorkommen.

Von holzfressenden Raupen werden wir, zugleich mit der Bienenmotte und den hornfressenden Raupen, in einem besonderen Abschnitte zu reden haben, der sich mit solch ungewöhnlichen Nährstoffen beschäftigt.

β) Nektarsaugende Insekten. Zahlreiche Insekten ernähren sich von den süßen Säften (Nektar), welche die Pflanzen in Blüten ausscheiden, um das, die Bestäubung vermittelnde Insekt anzulocken. Hauptsächlich unter den Hymenopteren, Lepidopteren und Dipteren finden sich die hierhergehörigen Formen. Bei Besprechung der eigenartigen sozialen Verhältnisse, die sich bei den Hymenopteren beobachten lassen, kommen wir auf diese Dinge zurück. Hier sei daran erinnert, daß die Blüten der Pflanzen, die auf Insektenbestäubung angewiesen sind, an geeigneter Stelle Polster von Drüsenzellen ausbilden, die einen zuckerreichen Saft ausscheiden. Häufig sind die Blüten mit all diesen Einrichtungen an ganz bestimmte Insekten angepaßt, zugleich nicht selten gegen andere Formen geschützt, die nur Nektar saugen würden, ohne doch zugleich der Bestäubung zu dienen. Umgekehrt werden wir bei Insekten Anpassungen kennen lernen, durch die sie ihrerseits befähigt werden, sich und der Pflanze

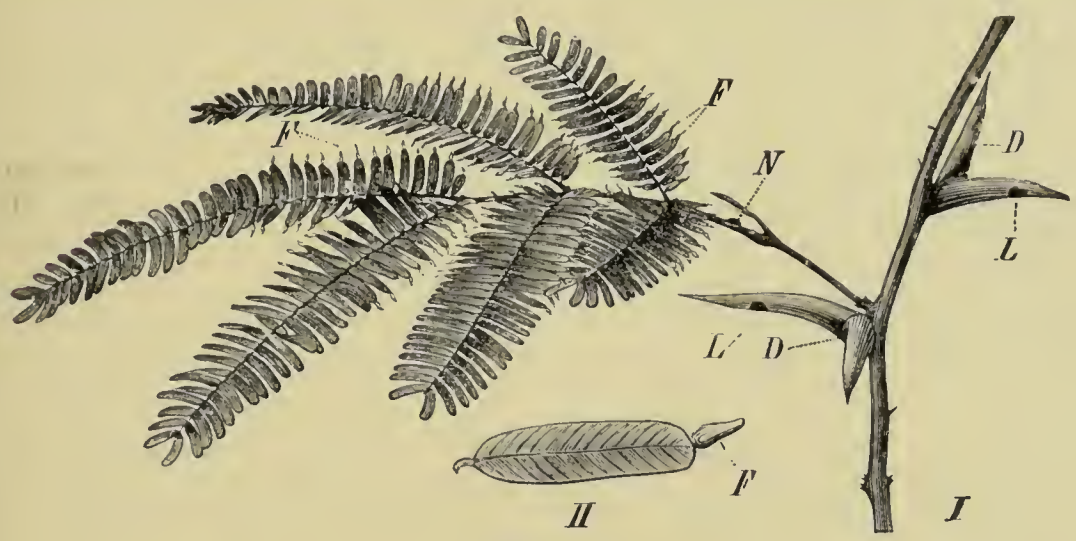


Fig. 219.

Acacia sphaerocephala, eine Ameisenpflanze. I Stammstück mit Dornen (L) und einem Blatte. Die hohlen Dornen werden von Ameisen angebohrt und bewohnt. An den basalen Blattfiederchen die Futterkörper F. Auf dem Blattstiel bei N ein Nektarium. Verkleinert. II Einzelnes Blattfiederchen mit dem Futterkörper F, etwas vergrößert (nach Strasburger).

die in Frage stehenden Dienste zu leisten: sich selbst die Ernährung, der Pflanze die Bestäubung (siehe Nahrungsaufnahme). Nicht nur in Blüten und zum Zwecke der Bestäubung bietet die Pflanze den Insekten einen Teil ihrer eigenen Nährsäfte als Kaufpreis dar: Es gibt Pflanzen, welche gewissen Ameisen Wohnung und Nahrung gewähren, um ihrerseits von den Ameisen gegen Feinde beschützt zu werden. Bei den Cercopien und Akazien finden sich eiweiß- und fettreiche Körperchen (Fig. 219 F) (Beltsche oder Müllersche Körperchen[1]), bei den Akazien außerdem noch („extraflorale" oder „extranuptiale") Nektarien (N); (solche Nektarien finden sich, von Ameisen besucht, an vielen Bäumen). Derartige Bäume werden insbesondere von den Blattschneideameisen (siehe unten) heimgesucht, gegen welche sie dann die, auf ihnen lebenden, durch sie ernährten Ameisen (Azteca und Pseudomyrmex) schützen. Schimper konnte z. B. die Verteidigung

[1]) Bei Akazien am Ende der Blättchen (Beltsche Körperchen), bei den Cercopien an der Basis der Blattstiele (Fr. Müller).

von Cassia neglecta gegen Atta hystrix durch die, die Nektarien besuchenden Ameisen beobachten (S. 68) [1]).

Im übrigen sind es nicht nur sozusagen „freiwillig" gebotene Säfte, die den Insekten zur Nahrung dienen. Es gibt eine ganze Anzahl solcher Insekten, welche von den Pflanzen die, zu deren Leben notwendigen Säfte saugen. Manche sitzen auf den krautigen Pflanzenteilen und saugen durch ihren Rüssel Saft: Cicadina (z. B. Schaumzikade), Pflanzenläuse (Blattläuse) u. a. m. Am Stamme von Kiefern, unter den Rindenschuppen, sitzen Kieferrindenwanzen (Aradus cinnamomeus Panz.) und senken den Rüssel in den Bast; andere sitzen an den Wurzeln (z. B. die Reblaus, Phylloxera). Endlich saugen viele den Saft aus Beeren, z. B. die Beerenwanze, Pentatoma baccarum L. Bekannt ist der widerwärtige Geruch, den die Beeren durch dieses Saugen erhalten [2]). Auch Käfer gibt es, die von Pflanzensäften leben, z. B. der Hirschkäfer (Lucanus cervus), der den „ausfließenden Saft der Eichen" leckt (Leunis-Ludwig), ohne also die Pflanze, um sich Saft zu verschaffen, erst zu verletzen.

f) Humusfresser.

Der rein pflanzlichen Nahrung steht Humus, d. h. verwesende Pflanzenteile, nahe, die von manchen Insekten gefressen werden. Hierhin gehört der bekannte Nashornkäfer (Oryctes nasicornis L.), der in Misterde, hauptsächlich in ausgelaugter Gerberlohe lebt [3]). Humusfresser sind auch die Collembolen: Faulendes Laub, Rindenteilchen sollen nach Hoffmann [4]) die Nahrung von Tomocerus plumbeus L. sein.

g) Kotfresser.

Es ist bekannt genug, daß Kothaufen der Sammelplatz für viele Insekten sind. Besondere Erwähnung unter den kotfressenden Insekten verdient in der Familie der Lamellicornia diejenige Unterfamilie, die von der in Frage stehenden Ernährungsweise ihren Namen hat: die Coprophaga. Viele Repräsentanten dieser Unterfamilie kneten aus Mist Ballen, in welche sie ihre Eier bergen. Die ausschlüpfenden Larven finden in den Ballen die zu ihrer Entwicklung notwendige Nahrung (z. B. Ateuchus, oder Scarabaeus sacer, der heilige Pillenkäfer u. a. m.). Jede Kugel wird mit je einem Ei beschickt und in eine zuvor gegrabene Röhre versenkt, die dann zugeworfen wird. Von besonderem Interesse ist die Eigentümlichkeit, den eigenen Kot oder solchen von Artgenossen zu verzehren, hauptsächlich bei sozialen Insekten. Bei den Termiten

---

[1]) Schimper, A. F. W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Botan. Mitt. a. d. Tropen (Jena, G. Fischer). H. 1, 1888. Die Meinung, daß die Pflanzen durch die Ameisen Schutz genießen, ist keineswegs unbestritten.

[2]) Neben der praktischen Bedeutung, welche den Saftsaugern als Pflanzenschädlingen zukommt, seien noch folgende bekannte Dinge erwähnt: Der aus dem Stichloch der Mannazikade (Coccus orni) an Blättern und jungen Trieben der Eschen austretende Saft ist so zuckerreich, daß er — getrocknet — gesammelt und gegessen wird. (Ähnliches veranlaßt C. manniparus bei Tamarix mannifera.) Ebenso benutzt man den „Gummilack", der aus den Stichlöchern ausfließt, welche Coccus lacca auf Ficus religiosa und F. indica und Butea frondosa verursacht, zum Herstellen von Schellack.

[3]) Taschenberg, Brehms Tierleben; Leunis-Ludwig; Gorka Sándor, Allg. Zeitschr. Entomol. Bd. 6, 1901, S. 339.

[4]) Hoffmann, R. W., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 89, 1908, S. 598.

lernen wir das kennen. Der Kot von Weisel und Drohnen (bei den Bienen), der im Gegensatz zum Arbeiterkot im Stock abgesetzt wird, soll von den Arbeiterinnen verzehrt werden [1]). Das Fressen des eigenen Kotes dürfte im allgemeinen nur da Bedeutung haben, wo die Nahrung schwer ausnutzbar ist: So frißt die Bienenmotte, die von schwer assimilierbarem Wachs lebt, ihren eigenen Kot — solange er eben noch Ausnutzbares enthält. Eine besondere Art verzehrbaren Kotes ist derjenige der Blatt- und Schildläuse (Honigtau), den wir als Ameisen- und Bienennahrung kennen lernen werden.

h) Insekten, die von Substanzen leben, deren Eigenschaft als Nährstoff von besonderem physiologischen Interesse ist.

Bei der ungemeinen Anpassungsfähigkeit der Insekten kann es nicht wundernehmen, daß manche Arten sich von Stoffen ernähren, die man als, zur tierischen Nahrung ungeeignet zu bezeichnen geneigt wäre. Wir beginnen mit Holz, das uns allerdings als Nahrungsmittel schon bekannt ist.

α) Holzfresser. *αα*) Frisches Holz. Die einfachsten Verhältnisse finden wir bei der Lepidopterenfamilie Xylotropha, zu der u. a. die Gattung Cossus gehört (Cossus ligniperda), der Weidenholzbohrer, dessen Raupe in Stämmen der meisten Laubhölzer, wie Weiden, Pappeln etc. lebt. Diese Tiere sind durchaus an das Holzfressen angepaßt, will man sie züchten, so füttert man sie am besten mit Stücken von morschem Weidenholz. Die Eier werden einzeln an den Stamm und die Äste der Nährbäume abgelegt, die jungen Raupen bohren sich ein, bis sie das Holz erreichen, dann bohren sie aufwärtssteigende Gänge in das gesunde Holz [2]). Entsprechend der nahrungsarmen Kost wächst die Raupe nur langsam; sie braucht mindestens zwei Jahre bis zur Verpuppung. Bei anderen Formen wird der Weg, der die junge Larve in das Holz hineinführt, sehr häufig vom Muttertiere schon angelegt: so unter den Hymenopteren bei den Holzwespen (Uroceridae); z. B. die Sirexweibchen legen die Eier einzeln, durch Legestacheln unmittelbar in den Splint von Nadelhölzern. Die Larve frißt sich dann weiter hinein.

Sehr mannigfache Verhältnisse dieser Art finden wir bei den holzfressenden Käfern. Viele von ihnen (meist handelt es sich auch hier um die Jugendstadien) leben im Bast, oder höchstens im äusseren Splint im Bereiche der zirkulierenden Nahrungssäfte. So bietet ihre Ernährung nur geringes physiologisches Interesse. Um so mehr Bedeutung gewinnen sie für die Praxis, da sie durch die höchst charakteristischen Gänge, die sie in den Baumkörper graben, großen Schaden anrichten. Daneben gibt es genug Arten, die tiefer in das eigentliche Holz eindringen und bei denen das Problem ihrer Ernährung unsere Aufmerksamkeit beansprucht. Die Larven der Gattung Xyloterus (z. B. X. lineatus, X. domesticus) unter den Bostrychiden dringen tief ins Holz. Gleiches gilt für die Gattung Xyleborus. Ob es sich bei diesen letzteren Larven aber um reine Holzernährung handelt, ist fraglich: In den Larvengängen siedelt sich ein Pilz an, der wohl den Tieren zur Nahrung dient. Ja bei vielen Arten dieser letzteren Gattung (z. B. Xyleborus monographus) bohrt die Larve gar

[1]) v. Berlepsch, A., Die Biene. Mannheim, J. Schneider, 2. A., 1869, S. 66.
[2]) Judeich und Nitsche, Mitteleuropäische Forstinsektenkunde. Wien, Hölzel 1895, Bd. 2.

keine Gänge und lebt in den, von dem Muttertier eingefressenen (Mutter-) Gängen[1]): die Ernährung dieser Larven erfolgt sicherlich auf Kosten der Baumsäfte und jener Pilzrasen[2]). Die Formen aber, die Holz fressen (Xyloterus-Arten) vermeiden trockenes Holz, so daß der Saft des Baumes auch bei ihnen eine Rolle spielen dürfte.

Unter den Bockkäfern gibt es ebenfalls große Baumschädlinge. Die Larven von Lamia galloprovincialis vermögen nach Perris [3]) die ganze Dicke der oberen Stammpartie der befallenen Bäume zu durchsetzen.

An Holzschädlingen wären dann noch die Rüsselkäfer zu nennen (z. B. Gattung Hylobius).

$\beta\beta$) Trockenes Holz. Physiologisch sehr viel interessanter sind die Insekten, welche in trockenem Holz zu leben vermögen. Hier sind zuerst die Käfer zu nennen, von denen eine Anzahl an diese eigenartige Lebensweise angepaßt ist: die Larve vom Balken- oder Hausbock (Xylotrupes bajulus), vor allem aber die Familie der Xylophaga, in ihr der Schiffswerftkäfer (Lymexylon navale) und die Totenuhr (Anobium pertinax). Diese letztere Form z. B. vermag in durchaus trockenem Nutzholz zu leben: in alten Möbelstücken, die sie innerlich total zerfressen. Erst der ausschlüpfende Käfer kommt durch ein kreisrundes Flugloch ins Freie.

Wirtschaftlich am wichtigsten unter den Insekten, die trockenes Holz zu fressen vermögen, sind die Termiten.

Die Termiten (Termitidae, zu den Pseudoneuropteren gehörig) sind keineswegs Holzspezialisten. Sie sind echte Omnivoren, die ganz erstaunlich wenig wählerisch mit ihrer Nahrung sind. Als solche kommt für sie aber auch trockenes Holz in Betracht, weswegen wir sie hier kurz daraufhin uns ansehen müssen, während ihre sozialen Ernährungsformen uns später beschäftigen. Manche Termiten freilich ziehen morsches Holz dem trockenen vor, ohne dieses doch zu verschmähen (Calotemes flavicollis); andere aber scheinen mit trockenem Holze stets zufrieden zu sein (Termes lucifugus). Diese Termiten werden durch ihre Eigentümlichkeit, Holz zu fressen, äußerst schädlich, durch die Art wie sie es tun aber, sogar gefährlich. Sie fressen Möbelstücke, die Balken der Häuser von innen völlig aus, unter Schonung der Oberfläche: Äußerlich sehen nun diese Dinge unversehrt aus, besitzen aber keinerlei Tragkraft mehr. Auf diese Weise können Termiten plötzlich Häuser zum Einsturz bringen.

In verkorkten Gläsern gehalten, fressen sie auch den Kork, vermögen aber nicht von Kork allein sich am Leben zu erhalten; von Holz allein vermögen sie das wohl [4]). An holzartigen Stoffen werden ferner Papier und Stoffe (Wäsche etc.) verzehrt.

Was den Physiologen bei den holzfressenden Insekten vor allem interessieren wird, sind die Fragen: 1. wie vermögen sie dem Holz die notwendige Nährstoffmenge zu entziehen? 2. wie vermögen die im trockenen

---

[1]) Allgemein unterscheidet man Muttergänge und dann die, von der Larve selbst gegrabenen Larvengänge. Bei sog. Rindenbrütern bohrt die Elterngeneration bis aufs Holz. Bei Holzbrütern führt schon der Muttergang ins Holz hinein.

[2]) Judeich und Nitsche, ferner Th. Hartig, Allgem. Forst-und Jagdztg. Jahrg. 13, 1844, S. 73, Bd. 48, 1872, S. 181.

[3]) Perris, Ann. Soc. entom. France (3) T. 4, 1856, p. 440.

[4]) Termiten nach Grassi, B. ed A. Sandias, Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Osservazioni sui loro costumi. Catania 1893. Escherich, K., Die Termiten oder weißen Ameisen. Eine biologische Studie. Leipzig, W. Klinkhardt 1909.

Holze lebenden Insekten sich das zum Leben notwendige Wasser zu verschaffen? (siehe Abschnitt über Nahrungsentziehung). Diese letztere Frage beschäftigt uns später. Zur Beurteilung der ersten Frage seien folgende Daten über die Chemie des Holzes zu wiederholen erlaubt: Holz ist äußerst arm an Stickstoff (stets weniger als 1 %)[1]). Die Kohlehydrate, an sich nicht zu den leicht löslichen gehörig (Zellulosen, Pentosane), sind durch „inkrustierende" Substanzen den verdauenden Säften noch unzugänglicher gemacht, als sie es ohnehin wären. Doch vermögen, wie wir im Abschnitt über Nahrungsausnützung zeigen werden, die Holzfresser nicht unbeträchtliche Mengen der als Nahrung in Betracht kommenden Stoffe auszunützen.

β) Hornartige Substanzen. Es sind uns viele Fälle bekannt, daß Insekten ganz oder teilweise von hornartigen Substanzen leben. Hier ist es nun die Frage der Verdaulichkeit, die für die Physiologie ein Problem ist. Denn Horn ist eine eiweißähnliche Substanz (albumoide Substanz), es enthält gleich dem Eiweiß Stickstoff und Schwefel; einmal verdaut, bietet seine Eigenschaft als Nährstoff dem Verständnis geringere Schwierigkeit. Zum Vergleiche mögen folgende Werte dienen:

	C	H	N	S	O
Eiweiß	50,6—54,5	6,5—7,3	15—17,6	0,3—2,2	21,50—23,50
Horn[2]) (Menschenhaar)	50,65	6,36	17,14	5,00 i. Mittel für verschiedene Hornarten etwa 3	20,85

Auch bezüglich der Spaltprodukte (Aminosäuren) scheint sich das Horn nicht in prinzipieller Weise vom Eiweiß zu unterscheiden[3]). Wenn auch eine andere albumoide Substanz, Leim (Gelatine), dem Säugetier das Eiweiß nicht zu ersetzen vermag, so wäre doch recht gut denkbar, daß die, an Hornnahrung speziell angepaßten Tiere ihren Bedarf an Eiweiß aus dem aufgenommenen Horn herzustellen vermögen.

Allein Horn ist ein Stoff, der den verdauenden Säften höherer Tiere wenigstens, sei es Pepsin, sei es Trypsin, ja selbst der Fäulnis durchaus widersteht[4]). Auch die Frage, wie ein, in trockenem Horn lebendes Tier sich das notwendige Wasser verschafft, ist ein wichtiges Problem.

Übrigens ist nach Sitowski[5]) reines Horn gar nicht die Nahrung der von ihm untersuchten Tineidenraupen. Wolle, die durchaus gereinigt (von fett- und eiweißartigen Stoffen etc. befreit) wurde „passierte den Darmkanal von Tineola biselliella unverdaut". Die Tiere zeigten, bei ausschließlicher Ernährung mit diesem reinen Hornstoff, keine Spur von Wachstum mehr. So dürften Reste von Fetten und Eiweiß, die den Haaren beigemengt sind, die eigentliche Nahrung der genannten

[1]) Siehe die Einleitung. In dem von Callidium sanguinosum bewohnten Cambium finden Grandis und Muzio 0,494 % N.

[2]) v. Laar, Ann. Chem. Pharmac. Bd. 45 (nach Hammarsten).

[3]) Vgl. z. B. Fischer und Dorpinghaus, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 36 (nach Hammarsten) u. a.

[4]) In größeren Mengen verschluckte Haare müssen zuweilen operativ aus dem menschlichen Magen entfernt werden.

[5]) Sitowski, L., Bull. Acad. Sc. Cracovie, Ann. 1905; ibid Ann. 1910 (1911) p. 775 (spec. auf S. 783 ff.) — Unna, med. Klin. 1908.

Art, aber auch der Pelzmotte (Tinea pellionella) sein. Übrigens soll nach Unna (siehe Fußnote 5 Seite 505) das Eiweiß beim Verhornungsprozeß sich niemals ganz in Keratin verwandeln; auch Hörner und Hufe enthalten noch unverhorntes Eiweiß.

Wir können zwischen gelegentlichen und ausschließlichen Hornfressern unterscheiden.

Zu den gelegentlichen Hornfressern rechnen wir die Termiten, die Wollstoffe fressen, auch beobachtet Grassi, daß sie die abgestreiften Häute ihrer Kameraden verzehren, deren Chitin, wenn auch keineswegs den hornartigen Substanzen zugehörend, doch als ein besonders schwer löslicher Abkömmling des Eiweißes anzusehen ist.

Die Käferfamilie der Dermestiden nannten wir schon, die auch gelegentlich Pelzwerk, Bälge ausgestopfter Tiere, Wollstoffe etc. fressen (z. B. Dermestes lardarius; Käfer und Larve fressen alle möglichen tierischen Reste, auch Pelzwaren[1]). Auch der bekannte Thysanure, Lepisma saccharina (der Zuckergast) lebt nicht nur von Zucker und Mehl, sondern benagt auch neben Leinen, Papier und Leder, Wollstoffe[2]).

Echte („obligate") Hornfresser. Die wichtigste in Betracht kommende Gattung gehört zu der Kleinschmetterlingfamilie der Tineidae; es sind die Motten: Tinea. Die wichtigste Art aber ist Tinea pellionella, die Pelzmotte, deren Raupe, wie bekannt genug, in Pelzwerk, wollenen Stoffen, Polstern etc. lebt. Nach Sitowski[3]) zeigen die Raupen besondere Vorliebe für wirkliches Tierhaar (Wolle), und nur wenn dieses fehlt, gehen sie an Baumwolle. Sie sind sehr gefräßig und fressen mit Vorliebe große Haare. Die Larve von Tinea vastella lebt in den Hörnern von Wiederkäuern (Antilopen, Büffel u. a. m.). Hierbei ist es gleichgültig, ob das betreffende Tier lebt, oder ob es sich um erbeutete, vom Tier getrennte Hörner, oder um Hornstücke handelt[4]).

Erwähnen können wir hier noch die Mallophaga (Pelzfresser, wohl mit den Termiten verwandt). Sie leben ektoparasitisch auf der Haut von Säugetieren und Vögeln und fressen die Horngebilde, wie Federn, Haare, Oberhautschuppen, mögen aber daneben auch Blut saugen (z. B. Trichodectes canis der Hundehaarling, Philopterus, die Federlinge, auf Vögeln lebend, deren Federstrahlen verzehrend). Ähnlich schmarotzt Hemimerus talpoides (Orthopter) auf der Hamsterratte (Cricetomys gambianus). Doch frißt der Parasit nicht nur die Haare seines Wirtes, sondern auch seine Haut, mit Inbegriff von deren weichen Schichten und vielleicht noch anderen lebenden Geweben (Vosseler[5])).

---

[1]) Die Larve von Attagenus pellio („des Kürschners", gleichfalls eines Dermestiden) ist nahezu obligater Hornfresser. Der ausgewachsene Käfer lebt an Blüten, die Larve von Haaren, Wolle, Federn, echtem Horn. (Lampert (Naturw. Wegweiser, Stuttgart 1909, Ser. A, Bd. 2) schildert ihr massenhaftes Vorkommen in einer Bettfedernfabrik.)

[2]) Meiner Ansicht nach benagen viele Insekten im Hunger allerhand, für sie sicherlich unverdauliche Stoffe. Angaben über gelegentliches Fressen der in Frage stehenden Substanzen sind daher nicht ohne weiteres als Beweis dafür anzusehen, daß sie den betreffenden Insekten zur Nahrung dienen können.

[3]) Sitowski, Bull. Acad. Sc. Cracovie 1905, Ref. in Naturw. Rundsch. Bd. 21, 1906 S. 681.

[4]) Mc Coquodale, W. H., Nature London Vol. 58, 1898, p. 140.

[5]) Vosseler, J., Zool. Anz. Bd. 31, 1907, S. 436.

γ) Wachs. Die Bienenmotte[1]), Galleria melonella (und andere), ein Zünsler. Die Eier werden in die Bienenstöcke abgelegt, die Raupen leben von der Substanz der Waben. Von ganz reinem Wachs allein können die Raupen nicht leben: trotz reichlicher Fütterung mit solchem nehmen die Raupen an Gewicht nicht zu. Allein die Waben sind kein reines Wachs (fettartige Substanz), sondern es finden sich Beimengungen. Reines Wachs weist hauptsächlich zwei Bestandteile auf, eine freie Fettsäure und einen, nach dem Typus der Neutralfette gebauten Ester; beide freilich spielen in den gewöhnlichen Tierfetten keine Rolle: 1. Die Fettsäure ist die Cerotinsäure, eine einbasische, gesättigte, fette Säure $C_{27}H_{54}O_2$ (oder $C_{26}H_{52}O_2$)[2]). 2. Myricin[1]) ist der Palmitinsäureester eines einwertigen gesättigten Alkohols, des Myricylalkohols ($C_{30}H_{61}OH$ oder $C_{31}H_{63}OH$). Daneben finden sich in geringen Mengen noch andere Körper, die uns nicht beschäftigen. Von solchem reinen Wachs können die Raupen wie gesagt (N-Mangel) nicht leben. Waben aber enthalten hiervon nur etwa 60 %. Es kommen — je nach Alter der Wabenzellen und je nach ihrer Verwendung durch die Bienen — noch mancherlei Verunreinigungen hinzu, vor allem die Hüllen der Bienenpuppen, welche wahrscheinlich als Hauptstickstoffquelle für die Raupen anzusehen sind (die Raupen bevorzugen die Zellen mit vielen Puppenhäuten).

Andererseits bedürfen die Raupen des Wachses, das jedoch durch Wasser ersetzt werden kann. Wir erwähnten diesen Umstand schon als Beispiel in der Einleitung und kommen noch einmal darauf zurück. Sieber und Metalnikow sind nämlich der Meinung, die Raupe bedürfe in dem trockenen Medium des Wachses, um daraus metabolisch das notwendige Wasser zu gewinnen. Ist Wasser vorhanden, so kann Wachs durch Zucker und Mehl ersetzt werden.

i) Wasser als Nahrungsmittel darf nicht übersehen werden. Viele Insekten trinken bei Bedarf Wasser (Mücken, Käfer wie Carabus; Bienen[3]) müssen im Winter getränkt werden etc.). — Die Verhältnisse bei Tieren, denen Wasser nicht zugänglich ist, müssen uns später noch beschäftigen.

2. Insekten, die mit Hilfe anderer Lebewesen ihre Nahrung sich verschaffen.

a) Besondere Fälle von Brutpflege und gesellig lebende Insekten.

α) Die Brutpflege der **solitären Wespen.** Drei Familien der Hymenopteren kommen hier in Betracht: die Crabronidae (Grabwespen), ferner die Pompilidae und die Heterogyna.

Die Ernährung der erwachsenen Tiere (Früchte, Blütennektar, Blütenstaub) beschäftigt uns hier nicht. Die Nahrung der Larven ist tierischer Natur. Uns interessiert wie diese Larve vom Muttertier mit solcher Nahrung versorgt wird. Das Weibchen legt nach der Paarung Nester oder Zellen für die Larven an, geht dann auf Raub aus und bringt gelähmte (oder getötete) Beute in das Nest. Jedes Nest (Zelle) wird mit je einem Ei beschickt, das an eins der zugegebenen Beutestücke gelegt

[1]) Sieber, N. und S. Metalnikow, Arch. ges. Physiol. Bd. 102, 1904, S. 269.

[2]) Das sog. „Cerin", d. h. das Substanzgemenge, das bei Kochen mit Alkohol in Lösung geht, besteht größtenteils aus dieser Cerotinsäure. Der nicht lösliche Rückstand ist im wesentlichen Myricin.

[3]) Mangel an Trinkwasser führt zur „Durstnot" bei den Bienen.

wird, woraufhin dann das Nest einen Verschluß erhält. Während ihrer Larvenzeit (3—14 Tage) zehrt die Larve von dem beigegebenen Vorrat. Bei einzelnen Arten füttert die Mutter die Larven auch noch während der Entwicklung. Mit Bezug auf die Art der Beuteobjekte kann man die Solitärwespen als Spezialisten bezeichnen: „Die eine (Wespenart) erlegt Fliegen, eine andere Wanzen[1]), eine dritte usw. Käfer, Raupen [2]), Grashüpfer, Grillen, Heuschrecken, Spinnen[3]), Blattläuse usw."

Fang, Lähmung und Eintragung der Beute durch Ammophila (eine Grabwespe; nach G. und E. Peckham[4])).

Die Wespe packt die Raupe, die ihr zur Beute für ihre Jungen dienen soll, mit den Kiefern und hebt sie etwas hoch und versetzt ihr mit dem, am Ende ihres Abdomens befindlichen Stachel einen Stich. Die Wirkung des Stiches (also des eingeimpften Giftes) ist Lähmung der Raupe. Sodann wird die Raupe noch verschiedentlich gestochen, stets zwischen zwei Segmente, bis eine große Zahl der Segmente vergiftet ist. Nachdem die Stiche ausgeteilt sind, nimmt die Wespe an der Raupe eine Art Knetprozeß vor: sie wird am Halse, unter Drehung, ringsherum mit den Kiefern bearbeitet. Wahrscheinlich dient dies, das Gift gut zu verteilen.

Die Beute wird dann, zuweilen mühsam genug, in das Nest getragen, ein Ei daran gelegt und — wenn die nötige Nahrungsmenge [5]) beisammen ist — das Nest geschlossen. Die Larve verzehrt nach dem Ausschlüpfen den Vorrat, und verpuppt sich dann. Der Zustand der gestochenen Beute nötigt uns noch zu kurzem Verweilen. Sie ist in sehr vielen Fällen nicht getötet, sondern nur gelähmt. G. L. Fabre [6]) schloß auf eine Einrichtung von besonderer Zweckmäßigkeit: die Beute muß gelähmt, aber nicht getötet werden, damit sie, ohne sich wehren zu können, sich für die Wespenlarve frisch erhält. Es wäre dies als höchst eigenartige Methode der Nahrungskonservierung zu betrachten („Konservierung durch gelähmtes Leben"). Wir müssen aber nach G. und E. Peckham darauf hinweisen. daß keineswegs immer die Beute nur gelähmt ist. Der Wirkungsgrad des Giftes hängt naturgemäß von seiner Menge ab, und ist, mit dieser, in den meisten Fällen verschieden. Die Autoren beobachteten, daß von 15 Raupen, die solchen Wespen zum Opfer gefallen waren, einige nur drei Tage lebten, andere etwas länger, noch andere gaben noch nach 14 Tagen Lebenszeichen. Von den zwei Raupen, welche Ammophila urnaria einträgt, ist die eine oft schon längst tot und mißfarben, bevor die andere völlig aufgefressen ist. Trotzdem wird sie später von der Wespenlarve verzehrt. Andererseits kommt es oft vor, daß die Lähmung nicht genügt, und die Raupe, wenn die junge Wespenlarve zu fressen beginnt, heftige Reflexbewegungen ausführt. Ähnlich ist es mit Wespen, denen Spinnen zur Beute dienen. „Einige töten alle ihre Spinnen [7]), andere wenigstens mehr als die Hälfte, während noch andere ihr Opfer nur in einen Zustand der Bewegungslosigkeit versetzen, sie aber leben

[1]) z. B. Astata.
[2]) z. B. Ammophila.
[3]) z. B. Pompilius, Agenia etc.
[4]) Peckham, G. und E. Peckham, Instinkte und Gewohnheiten der solitären Wespen. Aus dem Englischen von W. Schönichen. Berlin, P. Parey, 1904.
[5]) Nach Müller, Hermann, Verh. nat. Ver. preuß. Rheinld. Bonn, Jahrg. 29, 1872, muß die Wespe das 6 fache ihres Gewichts als Futter für eine einzige Larve herbeischleppen.
[6]) Fabre, Ann. Sc. nat. Zool. (4) T. 6, 1856, p. 183.
[7]) Die getöteten Spinnen seien noch nach 12—14 Tagen in „genießbarem Zustande" gewesen.

lassen" (Peckham). Aenia bombycina (und andere) gibt jedem Ei nur eine große Spinne zu: Hier ist also von einem Konservieren der Nahrung gar nicht die Rede. Wie dem auch sei, in vielen Fällen trifft es zu: in gelähmtem Zustande, doch ohne tot zu sein, und bei, bis zu gewissem Grade erhaltener Reaktionsfähigkeit, wartet im Nest der Solitärwespen die Beute auf ihren Tod unter den Kiefern der jungen Larve; ob dieser Umstand zweckmäßig ist, oder nicht, ist nach dem Gesagten nicht ganz leicht zu sagen, hier könnten nur Versuche entscheiden (Sterblichkeit der Larven, die mit faulendem Fleisch gefüttert wurden). Launoy[1]) untersucht die Larven von Cetonia aurata (Käfer), die von Scolia hirta (zu den Heterogyna gehörig) gestochen wurden: Nach Zuckungen von wenigen Sekunden, tritt unmittelbar gänzliche Lähmung ein. Die Blutgefäße hören langsam auf zu schlagen, nach 8—10 Tagen stehen sie still. Die Atmung ist durch Lähmung des Tracheensystems herabgesetzt. Während 10 g normaler Larven in 24 Stunden 0,1212 g Kohlensäure ausatmen, fand Launoy bei Exemplaren, die schon 27 Tage lang gelähmt waren, aber noch lebten, 0,0197 g CO_2, das ist 16 % von der Normalmenge.

Ähnlich wie die besprochenen drei Hymenopterenfamilien verhalten sich die solitären echten Vespiden.

β) Die **Faltenwespen** (Sociales) füttern ihre Larven gleichfalls mit tierischer Beute. Allein was sich bei den solitären Wespen zuweilen beobachten läßt, hier wird es zur Regel: die Larven werden während ihrer ganzen Entwicklungszeit gefüttert. Es werden Nester aus zerkauten, eingespeichelten Pflanzenteilen (Holz, Rinde, Bast etc.) gebaut, deren Hauptbestandteile Waben mit einer größeren Zahl Einzelzellen sind. Jede zur Brut bestimmte Zelle wird mit einem Ei belegt, die auskriechende Larve aber gefüttert. Hier nun, bei den Faltenwespen treffen wir die Eigentümlichkeit, daß das Füttern der Brut zwar von Weibchen besorgt wird, die jedoch selbst unfruchtbar sind und „Arbeiterinnen" genannt werden[2]).

Schon bei den echten Vespiden tritt die Gewohnheit auf, „Honig" als Nahrung einzutragen, sei es neben Insekten und wohl nur für die ausgewachsenen Tiere, (z. B. bei Polistes gallica, einer socialen Wespe[3])), oder aber als Larvenfutter an Stelle von Insekten (bei Eumenes coarctata einer solitären Vespide. Eumenes saundersii füttert hingegen Raupen).

γ) Die **Bienen.** Bei den Bienen wird die Ernährung mit pflanzlichen Stoffen (Blütennektar und Blütenstaub) zur Regel. Auch bei den Bienen unterscheiden wir einzellebende und gesellige Arten. Während bei den Einzellebenden jedes Weibchen ihre eigenen Zellen baut und je mit einem Eie, Honig und Blütenstaub (Pollen) beschickt, leben die Geselligen in großen Nestern zusammen und die Sorge für die Brutpflege, ja für den ganzen Haushalt des Stockes liegt wiederum unfruchtbaren Weibchen, den Arbeiterinnen, ob. Wir wollen nun das Eintragen und die Bereitung der Nahrung sowie ihre Verwertung innerhalb des Nestes bei der Honigbiene kennen lernen.

[1]) Launoy, L., Bull. Mus. Hist. nat. T. 6, 1900, p. 383.

[2]) Das nestgründende ♀ ist übrigens gleichfalls zu dieser Brutpflege imstande, die es ja zu Anfang allein besorgen muß.

[3]) v. Buttel-Reepen, H., Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Leipzig, G. Thieme, 1903.

Apis mellifica, die gemeine Honigbiene[1]). Die Grundstoffe der Bienennahrung sind Blütennektar und Blütenstaub (Pollen). Wir werden sehen, daß der Blütennektar durch anderweitigen Zucker ersetzt werden kann. Diese Stoffe werden von den Arbeiterinnen gesammelt und in das Nest gebracht („eingetragen"). Abgesehen von den Mengen, welche die Trägerin etwa unmittelbar zu eigenem Bedarfe verbraucht, werden aus diesen Stoffen eine Reihe Kunstnahrungsmittel hergestellt, die teils als Futter für die Brut, oder für die erwachsenen, den Stock aber nicht verlassenden Individuen des Nestes verwandt, teils aber für den Winter gespeichert werden. Diese Produkte sind: Honig, Bienenbrot und Futtersaft.

αα) Der Honig. Der Honig ist im wesentlichen ein Umwandlungsprodukt des Blütennektars. Dieser ist, wie wir schon hörten, ein zuckerreiches Sekret besonderer Drüsenzellen in den „Nektarien" der Blüten. Das Sekret sammelt sich in den Blüten an, sei es in besonderen „Honiggruben", oder in, zu „Sporen" umgewandelten Blumenblättern etc. Hier wird er von den Arbeitsbienen aufgesogen. Der Akt des Aufsaugens beschäftigt uns, wenn wir die Nahrungsaufnahme besprechen, von der er sich nicht unterscheidet. Der Nektar gelangt in eine Erweiterung des Vorderdarms, den „Vormagen" oder „Honigmagen". Beim Saugen wird der Nektar mit etwas Sekret der Speicheldrüsen vermengt, das neben schwach amylolytischer, ausgesprochen invertierende Wirkung zeigt[2]). Neben der Inversion des Rohrzuckers (die aber nur selten zur völligen Zerstörung des Rohrzuckers führt), ist es hauptsächlich die Eindickung, die den Prozeß der Honigbildung auszeichnet. Im ganzen mag man die Unterschiede zwischen Nektar und Honig aus folgenden Zahlen erkennen:

Honig besteht im Mittel aus Wasser 20,60 %, Invertzucker 72,88 %, Rohrzucker 1,76 %, Asche 0,25 %, Phosphor-, Milch-, Apfel- und Ameisensäure 0,0186 %. Dazu kleine Mengen Gummi, Pollen, Wachs und Duftstoffe (ätherische Öle aus den Blüten). Von diesen Mittelwerten weichen die extremen Werte nicht unwesentlich ab. Einmal trocknet im Laufe der Zeit der Honig mehr und mehr ein, dann aber wird, wie es scheint, der Rohrzucker ganz allmählich invertiert; so ist älterer Honig ärmer an Wasser als junger und der Rohrzucker kann völlig verschwinden[3]). Blütennektar soll hingegen nach von Planta[4]), im Durchschnitt von drei Pflanzenarten etwa 75,42 % Wasser, 12,29 % Traubenzucker und 12,02 %

---

[1]) Benutzt wurden für die allgemeine Darstellung neben Leunis-Ludwig, Tasehenberg, in Brehms Tierleben und v. Buttel-Reepen, Die Stammesgesehiehtliehe Entstehung des Bienenstaates: v. Berlepseh, Die Biene, Aufl. 2. Mannheim, Sehneider, 1869; Sehönfeld, P., Die Ernährung der Honigbiene. Ein Beitrag zur Physiologie derselben. Freiburg i. B. und Leipzig, P. Wätzel, 1897.; Molin, Rafael, Das Leben und die rationelle Zueht der Honigbiene. Wien, W. Braumüller, 1880; Witzgall, J. und M. Felgentreu, Illustriertes Handbuch der Bienenzueht. Stuttgart, E. Ulmer, 1889; Sajó, K., Unsere Honigbiene. Stuttgart, Frankseher Verl., 1909. u. a. m. Siehe neuerdings Zander, Enoeh Handbueh der Bienenkunde in Einzeldarstellungen. Stuttgart E. Ulmer, 3 Bde. ersehienen (Bd. 3, 1911).

[2]) Erlenmeyer, E., Sitz.-Ber. Akad. Münehen math.-phys. Kl. 1874; v. Planta Nördl. Bienenztg. 1879; Axenfeld, D., Zentralbl. Physiol. Bd. 17, 1904, S. 268. Letzterer weist das Invertin (und sehwaehe Amylase) im Honig selbst naeh.

[3]) Die Analysen naeh König, Handbuch der Untersuehung landwirtsehaftlieher und gewerblieh wiehtiger Stoffe S. 263, zitiert naeh Sehönfeld, Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg, Leipzig, Wätzel, 1897.

[4]) v. Planta, Zeitsehr. physiol. Chem. 1883.

Rohrzucker enthalten [1]). Dazu kommt etwas Gummi und Phosphorsäureanhydrit, während Pollen und Wachs nicht vorhanden sind. Die Eindickung des Honigs erfolgt sicherlich zum Teil im Honigmagen, dem vielleicht Absorptionsvermögen für Wasser, nicht aber für Traubenzucker zuzuschreiben ist. Ein großer Teil des Wassers verdunstet aber erst in den Wabenzellen [2]), in die der Honig eingetragen wird. Die Bienen lassen dann auch die, mit frischem Honig beschickten Zellen eine Zeitlang offen stehen. Eine Anzahl Arbeiterinnen besorgt hierbei die, zur wirksamen Wasserverdunstung notwendige Ventilation, durch taktmäßigen Flügelschlag. Man kann sich eine Vorstellung von der, durch Verdunsten eingebüßten Wassermenge auf folgende Weise bilden: Ein bestimmter Stock wurde in günstiger Eintragzeit (tägliche Gewichtszunahme 5500 g) abends und morgens gewogen. Er hatte in der Nacht um 900 g (in einem Maximalfalle) abgenommen, ein Verlust, der praktisch ganz auf Rechnung der Wasserverdunstung des frischen Honigs zu setzen ist.

Während die Inversion sicherlich die Bedeutung hat, den Honig (für die Brut) verdaulicher zu machen, ist das Eindicken eine Konservierungsmethode: Frischer Honig ist noch gärungsfähig, fertiger Honig nicht. Dazu kommt ein regelmäßiger Gehalt an Ameisensäure, die nach Ansicht mancher Forscher aus der, im Abdomen gelegenen Giftdrüse (Giftstachelapparat) stammen und in den Honig gespritzt werden soll [3]), nach Ansicht anderer aber, sich in dem Speichel befindet, welcher dem Honig beigemengt wird [4]). In der Tat sollen minimale Spuren verdünnter Ameisensäure in gärendem Biere, den Gärungsprozeß sofort zum Stillstande bringen. — Ist der Honig fertig, so wird die Zelle, in der er sich befindet, mit einem Wachsdeckel zugedeckt. Auch dann „reift" er noch weiter aus, bis schließlich der Rohrzucker völlig schwindet und das Wasser soweit abnimmt, daß im Winter der Zucker nicht selten auskrystallisiert.

ββ) Der Pollen und das Bienenbrot. Die Stickstoffquelle der Bienen ist der Pollen [5]).

Das Einsammeln des Pollens. Die pollensammelnden Hymenopteren besitzen an ihrem Körper Vorrichtungen, auf denen sie größere Mengen Blütenstaub festmachen und im Fluge mitnehmen können. Diese Vorrichtungen finden sich bei verschiedenen Arten an verschiedenen Stellen. Bei der Biene, auf die wir uns beschränken, befinden sie sich an dem Hinterbeinpaar, und zwar an der Außenfläche der „Schiene" (Tibia)

[1]) In manchen Fällen ist viel mehr Rohrzucker und weniger Traubenzucker vorhanden, so daß für die Inversion beim Honigmachen hinlänglich Arbeit zu tun ist. z. B. hat der Nektar von Hoya carnosa 35,65 % Rohrzucker und 4,99 % Traubenzucker, während umgekehrt der Nektar einer Bigonia-Art 0,43 % Rohrzucker und 14,84 % Traubenzucker enthält.

[2]) Das sind kleine und mittelgroße Zellen (Typus: Arbeiterinnen- und Drohnenlarvenzellen), ferner sog. „Übergangszellen" (wo Arbeiter- und Drohnenzellen aneinanderstoßen, stehen sie, die Größe ausgleichend dazwischen, sie sind oft unregelmäßig), endlich die fünfeckigen Zellen, durch welche die Waben an die Wand des Stockes gekittet sind (Heftzellen). Die Honigzellen sind, verglichen mit den analogen Brutzellen, etwas verlängert und nach aufwärts gebogen, um Auslaufen des Honigs zu verhindern. Meist werden sie gleich als Honigzellen angelegt, seltener aus Brutzellen verlängert.

[3]) Müllenhoff, Nördl. Bienenztg. 1884, S. 61.

[4]) Schönfeld, Allgem. deutsche Bienenztg. 1891; v. Planta, Schweiz. Bienenztg. 1893 und Gravenhorsts illustr. Bienenztg. 1893, in letztgenannter Arbeit Nachweis von Ameisensäure in den Köpfen der Bienen.

[5]) Leuckart, Nördl. Bienenztg. 1855, S. 207.

bei der Arbeitsbiene. Diese Fläche ist glatt (entbehrt der Haare), etwas vertieft, und auf ihren Rändern steht ein Kranz steifer Haare (Sammelhaare), die sich nach innen krümmen. Also eine Art Korb, freilich in vertikaler Lage: der Boden ist die Beinwand, die Seitenwände des Korbes aber werden durch jenen Kranz von Haaren gebildet. „Körbchen" (Corbicula, cochlea) hat man das Gebilde denn auch genannt.

Die „Bürste". Auch das nächste, vom Körper entferntere Beinglied spielt beim Pollensammeln, als „Bürste" (Scopa) eine Rolle. Dieses Glied (die Ferse) ist platt, und auf der Innenseite mit Reihen abstehender Haare recht dicht besetzt, die, wie der Name sagt, als Bürste dienen.

Sammeln. Der Pollen der reifen Staubbeutel wird mit Honig befeuchtet. Mit Hilfe des Rüssels oder der beiden vorderen Beinpaare wird der entstandene Brei an die Bürsten gebracht. Endlich streicht jede Bürste ihren Pollen am Rande des Körbchens der anderen Seite ab, so daß das Innere jedes Körbchens sich mit Pollenbrei füllt. Mit den mittleren Beinen wird die Ladung festgedrückt, und soviel von ihr aufgepackt, daß sie über den Korbrand, vom Honig zusammengehalten, hinausragt. Auf dem Boden des Körbchens befinden sich Mündungen von Hautdrüsen, die nach Schönfeld eine ölige Flüssigkeit absondern, berufen die Körbchen vor dem Verkleben zu bewahren[1]). Die gefüllten Körbchen nennt man Höschen, des Aussehens wegen, das sie den Arbeitsbienen verleihen: die Biene, sagt man, hat Höschen an.

Der Pollen wird dann in Zellen der Waben untergebracht, und zwar nur in den kleinsten Typ, der, als Brutzellen verwandt, den Arbeiterinnenlarven dient. Die pollenbeladenen Hinterbeine werden von den Eintragenden in die Zelle gesteckt, und das Höschen mit den Mittelfüßen abgestreift. Andere Arbeiterinnen, deren Tätigkeit sich auf das Haus beschränkt, stampfen den Pollen fest, und nicht selten wird er durch etwas Honig in wirksamer Weise konserviert. Solche Zellen werden dann mit Deckel versehen[2]).

Solcher Pollen („Bienenbrot") ist übrigens eine sehr eiweißreiche Nahrung. Haselnußpollen z. B. enthält 30,06 % Eiweiß (auf die frische Substanz bezogen), daneben 14,70 % Rohrzucker, 5,26 % Stärke, 4,20 % Fettsäuren, 3,76 % wachsartige Körper, 8,41 % harzartige Bitterstoffe, 3,02 % unverdauliche Hülsen, 3,81 % Asche und nur 9,15 % Wasser[3]).

$\gamma\gamma$) Wasser. Daß die Bienen Trinkwasser nötig haben, erwähnten wir. Gespeichert kann es nicht werden. Im Winter haben sie daher nur das Wasser des Honigs, auch sollen sie das Wasser auflecken, das sich an den

[1]) Wolff (Nördl. Bienenztg. 1873, S. 258) schreibt dem Sekret dieser Hautdrüsen die Rolle zu, den Pollen zu einem Brei zu verkleben. Doch ist die Meinung, nach welcher Honig das Klebemittel ist, wohl die allgemeinere.

[2]) Schönfeld ist der Ansicht, daß Pollen, um „Bienenbrot" zu werden, zuerst gekaut und eingespeichelt werden muß. An den Oberkiefermuskeln vorbei laufen die Ausführgänge eines Speicheldrüsensystems (Nr. 1, siehe unten) und vornehmlich diesem wird die Fähigkeit zugeschrieben, während des Kauens, den Pollen vorverdauend zu beeinflussen. In der Tat gibt v. Schneider (Nördl. Bienenztg. 1872, die Angabe auf S. 283) an, im Bienenbrot „Pepton und statt des Rohrzuckers Invertzucker" gefunden zu haben. Bienenbrot soll auch im Gegensatz zu Pollen, der Beimengung sauren Speichels wegen, sauer reagieren (Schönfeld). In der Bienenliteratur habe ich aber hierüber keine weiteren Angaben gefunden. „Bienenbrot" wird von den Autoren stets als Pollen mit Honig bezeichnet.

[3]) v. Planta, Nördl. Bienenztg. 1885, S. 39.

Wänden der Wohnung niederschlägt (verdunstet aus dem Honig und aus den Bienenkörpern, infolge der Atmung). Reicht diese Wassermenge nicht aus, so tritt die verderbliche „Durstnot" ein, der man heute meist dadurch begegnet, daß man in besonderen Gefäßen, den Bienen (im Winter) Wasser zur Verfügung stellt.

$\delta\delta$) Auch die Aufnahme von Kochsalz ist beobachtet worden. Haben die Bienen die Wahl zwischen salzhaltigem und salzfreiem Wasser, so wählen sie ersteres [1]). Auch sollen sie der Salze wegen mit Vorliebe Düngerstätten aufsuchen.

$\varepsilon\varepsilon$) Über Arbeitsteilung beim Eintragen liegen einige Angaben vor: Arbeiterinnen, die Wasser holen, verschmähen selbst solchen Honig, den man neben das Wasser stellte. Die Sammelobjekte werden derart verteilt, daß eine Biene die Blüten meidet, welche eine andere besetzt hat [2]).

Eine Spezialisierung, auf irgendwie bestimmte Blütenarten, scheint bei Bienen, im ganzen genommen, nicht stattzufinden. Jedoch bei jedem einzelnen Fluge zum Pollensammeln beschränkt sich jede Biene auf eine einzige Pflanzenart, oder doch auf eine Gattung (Gleichartigkeit des Höschenpollens). Hierdurch wird den Pflanzen die Befruchtung gewährleistet [3]), ein Nutzen, der zur Ausbildung der, für die Bienen so bedeutungsvollen gegenseitigen Anpassung zwischen Blumen und Bienen geführt haben dürfte.

$\zeta\zeta$) Abnorme Nahrungsmittel. An Stelle von Blütennektar tragen die Bienen auch andere zuckerreiche Säfte ein: „Honigtau", d. i. der sehr zuckerreiche Kot der Blattläuse (siehe den Abschnitt über Kot), Fruchtsäfte etc. Durch Plünderung reinen Rohrzuckers sollen Bienen schon Zuckerfabriken Schaden zugefügt haben. Statt des Pollens tragen die Bienen zuweilen in Mühlen gestohlenes Mehl in Form von „Höschen" ein (Witzgall und Felgentreu). Als „Treibfütterung" pflegt man den Bienen Eier und Milch in geeigneter Form zu reichen. Die natürliche Nahrung soll jedoch auf diese Weise nicht zu ersetzen sein (Schönfeld).

$\eta\eta$) Die Fütterung der Geschlechtstiere. Die Geschlechtstiere des Stockes: Königin (das einzige fruchtbare Weibchen, das sich in reifem Zustande in einem Stocke befindet) und die Drohnen beteiligen sich nicht nur nicht am Nahrungserwerb, sie sind nicht einmal imstande das Verdauungsgeschäft völlig zu leisten. Am Honig ist nichts weiter zu verdauen. Bienenbrot aber dient, in der uns bekannten (vielleicht schon angedauten) Form, nur den Arbeitsbienen zur Nahrung. Den Geschlechtstieren aber (und, wie wir sehen werden, den Larven) muß dieser Pollenbrei noch weiter verdaut werden. Die Aufgabe der Bienenkönigin ist Eierlegen: sie kann unter günstigen Ernährungsbedingungen 6—8 Wochen hindurch 2000 [4]) und mehr Eier täglich legen. „Damit erzeugt sie aber an jedem Tage dieser Zeit das Doppelte ihres eigenen Gewichtes an Eiern. Denn nach öfters angestellten Wägungen Dönhoffs [5]) wiegen 2000 Bieneneier 0,40 g, eine unbefruchtete Königin aber, deren Eierstock noch nicht in Tätigkeit getreten ist, wiegt nach der Angabe

[1]) Witzgall und Felgentreu (nach Gg. Klein, Die Biene und ihre Zucht).
[2]) Bonnier, Gaston, C. R. Acad. Sc. Paris T. 143, 1906, p. 941.
[3]) Kronfeld, (Verh. zool. botan. Ges. Wien Bd. 38), Biol. Zentralbl. Bd. 9, 1890, S. 28.
[4]) Durchschnittlich wohl nur etwa 1200, als beobachtetes Maximum 3021 Eier in 24 Stunden (v. Berlepsch, Die Biene, 2. A. Mannheim, Schneider, 1869).
[5]) Dönhoff, Nördl. Bienenztg. 1859, S. 159.

Leuckarts[1]) nur 0,20 g" (Schönfeld). Bedenkt man, daß im allgemeinen wirbellose Tiere nicht sonderlich schnell zu verdauen und zu assimilieren vermögen, so ist es wohl verständlich, daß der Königin von den Arbeiterinnen nicht nur die Ernährung, sondern auch die Verdauung größtenteils abgenommen werden muß.

Königin wie Drohnen fehlt das Speicheldrüsensystem Nr. I, dessen Saft beim Kauen des Pollens, mit ihm vermischt, eine verdauende Wirkung auf diese Nahrung ausüben soll (Schönfeld). Nie findet man im Darminhalt von Weisel und Drohnen Pollen oder Pollenhülsen. Füttert man Drohnen mit Blütenstaub, so findet man diesen später in Mittel- und Enddarm unverändert, unverdaut vor.

Kurz, die Geschlechtstiere sind zum Verdauen dieser wichtigsten Nahrung gar nicht imstande. Sie werden daher von den Arbeitsbienen mit einem „Futtersaft" gefüttert, der nichts ist, als im Mitteldarm mehr oder weniger verdautes, erbrochenes Bienenbrot[2]). Die Königin ist stets von einer Gruppe Arbeiterinnen umgeben, die sie nach Bedarf füttern. Im Herbst, wenn die äußeren Nahrungsquellen versiegen, wird an die Drohnen kein Futtersaft mehr abgegeben; die reine Honignahrung, die sie sich selbst aus den Vorratszellen verschaffen können, reicht nicht hin und Bienenbrot können sie ja nicht verdauen: geschwächt, gehen sie entweder zugrunde, oder werden mit leichter Mühe aus dem Stock entfernt (Drohnenschlacht).

99) Die Fütterung der Brut. Die jungen Larven sind viel mehr noch, als die Geschlechtstiere zur eigenen Ernährung außerstande. Sie werden von Arbeiterinnen zuerst durchaus mit einem weißen Brei, „Futtersaft" gefüttert. Über die Natur dieses Futtersaftes liegen zwei verschiedene Ansichten in der Literatur vor. Sprechen auch wohl die gewichtigeren Argumente zugunsten der Anschauung, daß wir es auch hier (wie bei den Geschlechtstieren) mit erbrochenem Mitteldarminhalt zu tun haben, so müssen wir doch beide Ansichten vortragen. Fischer[3]) nämlich ist der Meinung, daß der Saft ein Sekret der Speicheldrüsen, vornehmlich des uns schon bekannten Systems Nr. I sei, einer Ansicht, der sich auch Leuckart[4]) und Schiemenz[5]) anschlossen; von letzterem stammt wohl die ausführlichste Begründung dieser Meinung. Die beachtenswertesten Argumente sind: „Brutbienen" (d. h. Arbeiterinnen, welche die Brut füttern) sind meist junge, „Trachtbienen" meist ältere Individuen; bei Brutbienen sind die Speicheldrüsen wesentlich stärker entwickelt als bei

[1]) Leuckart, Nördl. Bienenztg. 1867, S. 250.

[2]) Siehe die Diskussion dieser Frage im folgenden Absehnitte über Brutfütterung.

[3]) Fischer, Eichstätter Bienenztg. 1871, S. 130.

[4]) Leuckart, ibid. S. 230.

[5]) Schiemenz, Paulus, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 38, 1883, S. 71. Neuerdings stellt sich H. Petersen (Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121) auf die Seite von Schiemenz etc. „Die Einkapselung der Nahrung, insbesondere des Pollens (durch die „peritrophische Membran", siehe unten) machen es im Verein mit dem Bau des Zwischenstückes (siehe gleichfalls weiter unten), vor allem des häutigen Trichters, vollständig unmöglich, daß Inhalt aus dem Mitteldarm wieder nach vorne zu herausgelangt". (S. 136). Das zweite Argument hat schon Schönfeld widerlegt. (Wir kommen darauf zu sprechen, wenn wir uns mit der Physiologie des „Magenmundes" beschäftigen). Von der „peritrophischen Membran" werden wir hören, daß sie vorn, am Beginn des Mitteldarms weich ist (Petersen sagt selbst „schleimig"). Ob sie daselbst imstande ist, ein Erbrechen der Futtermassen zu verhindern, kann ohne Untersuchungen nicht entschieden werden. Daß die Frage nach der Herkunft des Futtersaftes bei den Bienen noch nicht hinreichend geklärt ist, soll keineswegs geleugnet werden. Auch Zander hält ein Erbrechen von Mitteldarminhalt für unmöglich (l. c. Bd. 3, 1911, S. 89).

„alten abgeriebenen fadenscheinigen Subjekten". Der Inhalt des Mitteldarms ferner ist neutral bis schwach sauer, der Futtersaft aber enthält nach Dönhoff[1]) „freie Säure". Auch die Speicheldrüsen zeigen nach Leuckart saure Reaktion[2]). Allen diesen Ausführungen traten Schönfeld und v. Planta entgegen.

Von Schönfelds[3]) Gegengründen wollen wir nur folgende nennen: Er weist den einzelnen Speicheldrüsen andere Funktionen zu, mit denen wir uns beschäftigen werden. Er setzt dem Futterhonig kleine Körperchen zu (Karmin, feingepulvertes Eisen und Kupfer) und findet diese nach mehreren Stunden im Futtersaft.

v. Planta[4]) untersucht den Extrakt von 150 Bienenköpfen und findet keinen Zucker darin, im Futtersaft aber ziemlich viel.

Verschiedenartige Nahrung je nach Geschlecht der Larve. v. Planta stellte fest, daß den drei in Betracht kommenden Larventypen je verschiedene Nahrung gereicht wird. Zum Verständnis des Folgenden müssen wir einiges über das Larvenleben der Bienen sagen. Es werden von der Königin zweierlei Arten Eier abgelegt: befruchtete und unbefruchtete. Unbefruchtete Eier ergeben Drohnen, befruchtete die beiden weiblichen Typen. Diese können von den Ammenbienen zu Arbeiterinnen oder Königinnen gemacht werden, je nach Art der Zelle[5]), in der sie sich zu entwickeln haben, und dann, je nach Art des Futters. Junge Arbeiterlarven können durch Umbau ihrer Zelle zur Königinzelle („Nachschaffungszelle"), und durch Königinfutter, zum „Weisel" (Königin) gemacht werden. Die Zeit, während welcher die Larve Futtersaft erhalten muß, dauert 6—7 Tage. Während dieser Zeit erhält die Königinlarve stets das gleiche, durchaus verdaute Futter, das im Durchschnitt 45 % stickstoffhaltiger Substanz, 13 % Fett, 20 % Glukose enthält[6]).

Bis zum 4. Larventag erhalten Drohnen und Arbeiterinnen gleichfalls reinen Futtersaft. Der Saft, der den Drohnen gereicht wird, enthält aber 56 % stickstoffhaltiger Substanz und 9—10 % Zucker, Arbeiterinnensaft 53 % Stickstoffhaltiges und 18 % Zucker. Nach dem vierten Tage erhalten aber diese beiden Larvenarten neben Futtersaft Rohmaterialien, die von den Ammenbienen nur eben verschluckt und zur Fütterung unmittelbar wieder ausgebrochen werden. Bei Drohnen wird vor allem angedauter Pollen (Bienenbrot) zugesetzt. Bei Arbeiterinnen fehlt dieser Stoff zwar stets, dafür wird dem Nährsaft aber offenbar Honig beigemengt: Die stickstoffhaltige Substanz sinkt auf 27 % herab, die Zuckermenge steigt entsprechend.

---

[1]) Dönhoff, Eichstätter Bienenztg. 1856, S. 232.

[2]) Vgl. Eichstätter Bienenztg. 1858, S. 204. Daß Pollen durch Einspeichelung sauer wird, hörten wir ja schon; das gilt auch für den Honig (Dönhoff).

[3]) Schönfeld, Deutsche Bienenzeitung 1880, S. 81, 97, 109, 121, 135, 145. ibid. 1883. (Vgl. l. c. „Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg i. B. und Leipzig, P. Wätzel, 1897.)

[4]) v. Planta, Adolf, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 12, 1888, S. 327 und Bd. 13, 1889, S. 539.

[5]) Die kleinsten sechsseitigen Zellen dienen zur Aufzucht der Arbeiterinnen, mittlere für Drohnen. Die größten, alle anderen überragenden eiförmigen Zellen dienen den Königinnenlarven zum Aufenthalt.

[6]) Alle Prozentangaben beziehen sich auf die Trockensubstanz. Wassergehalt siehe unten.

Tabelle [1]).

Zusammensetzung des Futters bei Bienenlarven in % der Trockensubstanz:

Stoff	Königinlarven im Mittel	Drohnenlarven			Arbeiterlarven		
		unter 4 Tagen	über 4 Tage	Durchschnitt [2])	unter 4 Tagen	über 4 Tage	Durchschnitt [2])
Eiweiß	45,14	55,91	31,67	43,79	53,38	27,87	40,62
Fett	13,55	11,90	4,74	8,32	8,38	3,69	6,03
Zucker	20,39	9,57	38,49	24,03	18,09	44,93	31,51

NB. Das Eiweiß ist aus dem nach Kjeldahl gefundenen Gesamtstiekstoff, zu 16 % N berechnet.

Ungefähr 70 % des Futtersaftes ist Wasser, nämlich bei Königinnen im Mittel 69,38 %, bei Drohnen 72,75 %, bei Arbeiterinnen 71 63 %. — Auch was die Gesamtmenge anbetrifft, die den drei Larvenarten gereicht wird, finden wir bedeutende Unterschiede:

100 Königinnenzellen konnten an Trockensubstanz des Futtersaftes entnommen werden 3,6028 g,
100 Drohnenzellen 0,2612 „
100 Arbeiterzellen 0,0474 „

Über die Bedeutung der verschiedenartigen Futterzusammensetzung und über die Art, wie die Verschiedenheit erzeugt wird, liegen nur Vermutungen vor.

Ameisen und Termiten.

d) Gegenseitige Fütterung bei den **Termiten.**

Von der Ernährung der Termiten sprachen wir schon wiederholt; wir lernten sie als Holz- (Papier), Chitin-, Horn- (Wolle) Fresser kennen. Damit ist aber die Zahl der von ihnen aufgenommenen Substanzen nicht erschöpft. Bezüglich der pflanzlichen Stoffe soll es bei ihnen Beschränkungen gar nicht geben. Neben Wolle und Chitinhäuten der Kameraden wird an tierischen Stoffen Leder, ferner ihre toten oder kränklichen Artgenossen, tierischer Kot, ja Tierleichen genannt. „Nichts außer Stein und Eisen ist vor ihnen sicher“ (Escherich [3])). Daneben aber spielen, wie bei den Bienen, bei den Termiten Substanzen, die bereits der Verdauung unterzogen worden sind, eine wichtige Rolle bei gegenseitiger Fütterung. Hier allerdings ist in erster Linie der Kot zu nennen. Es handelt sich bei den Holzfressern, den Arten wie Calotermes flavicollis und Termes lucifugus [4]) um einen Kot, der noch sehr reich ist an Holzbestandteilen (Lignin und Zellulose nachgewiesen). Der Kot wird in Form kleiner Würstchen von ½ bis 1 mm Länge abgesetzt, und wird, sei es im frischen Zustande, sei es nach einiger Zeit, von anderen

[1]) v. Planta, Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 13, 1889, S. 553.
[2]) Die Durchschnittszahlen beziehen sich auf die gesamte Larvenzeit.
[3]) Escherich, K., Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig, Klinkhardt 1909.
[4]) Grassi, B. ed A. Sandias, Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Osservazioni sui loro costumi. Catania C. Galàtola 1893 (Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania (4) Vol. 6 e. 7).

Nestgenossen aufs neue verzehrt; am liebsten nehmen die Termiten freilich frischen Kot auf, seines Wassergehaltes wegen, denn in der Regel trinken die uns beschäftigenden Tiere nicht unmittelbar Wasser. Um sich daher den Kot möglichst frisch zu verschaffen, betteln sie einander um Kotabgabe an. Will z. B. ein Calotermes sich Kot verschaffen, so streichelt er das Hinterende eines Nestgenossen mit Antennen und Palpen. Hat der Gestreichelte Kot im Enddarm in Bereitschaft, so setzt er ihn daraufhin ab, worauf die Gabe vom Bettler verzehrt wird. Mit einem Pinsel gelang es Grassi und Sandias experimentell Kotabgabe zu veranlassen [1]).

Neben Kot dient auch hier zu gegenseitiger Fütterung Erbrochenes, das in Form einer rötlich braunen Pille (von fast 1 mm Größe) zum Munde austritt. Diese Substanz dient, neben der Fütterung der Nestgenossen, auch zum Bauen.

Fütterungsbedürftige Individuen des Termitennestes. Ähnlich wie bei den Bienen gibt es bei den Termiten einen Arbeiterstand. Innerhalb dieses zeichnen sich einige Individuen durch besonders starke große Kiefer aus, man nennt sie Soldaten [2]), da sie bestimmt sind den Staat zu verteidigen. Ihre Kiefer erlauben ihnen nicht, selbst Holz zu nagen, sie sind also ganz auf die Fütterung von seiten der eigentlichen Arbeiter angewiesen. Hält man eine Zahl Soldaten allein, so können sie sich eine Zeitlang dadurch am Leben erhalten, daß sie sich gegenseitig mit ihrem Kote füttern, bis dieser völlig ausgelaugt und erschöpft ist. Doch genügt es, zu 11 bis 12 Soldaten, eine einzige große holznagende Larve zu setzen, um die ganze Gesellschaft dauernd am Leben zu erhalten (Calotermes).

Die jungen Tiere können Holz erst fressen, wenn ihre Freßwerkzeuge hinlänglich hart geworden sind, was sich durch braune Färbung der chitinösen Spitzen dieser Gebilde zu erkennen gibt. Erbrochenes und Fäzes können früher aufgenommen werden. Die eigentliche Nahrung für die Jugendstadien, die noch kein Holz fressen, sowie für diejenigen Larven, aus denen Ersatzkönige oder -königinnen gezogen werden sollen, ist das Sekret einer „Speicheldrüse", die an der Unterlippe mündet. Die Ersatzgeschlechtstiere werden offenbar dadurch erzogen, daß ihnen, nicht nur, wie den Arbeitern und Soldaten, während der ersten Stadien, sondern während der ganzen Entwicklung jener „Speichel" gereicht wird [3]) (Grassi). Im übrigen vermögen die Arbeiter aus den verschiedenen

[1]) Kot wird auch als Baumaterial benutzt.

[2]) Die Personen eines Termitenstaates sind König, Königin, „Geflügelte" bestimmt, durch Ausschwärmen aus dem Nest und Anlage neuer Nester, die Art zu verbreiten. (Nach diesem Schwärmen verlieren sie die Flügel.) Ferner Arbeiter und Soldaten, die in verschiedenen Formen und dann auch noch in verschiedenen Unterkasten auftreten können (so z. B. große und kleine Soldaten). All dies ist von Art zu Art verschieden. Hierzu kommen dann ferner die Jugendstadien, Larven und Nymphen, aus denen normalerweise die genannten Individuen entstehen. Allein aus den Jugendformen der Arbeiter und Soldaten vermögen die Arbeiter auch fortpflanzungsfähige Individuen (Ersatzkönige, Ersatzköniginnen) zu züchten, was z. B. geschieht, wenn die eigentlichen Geschlechtstiere gestorben sind. Bei manchen Gattungen (Eutermes Armitermes etc.) kommen sie auch neben den normalen Geschlechtstieren vor (Wasmann, Biol. Zentralbl. Bd. 29, 1909, S. 216). Bei anderen Arten (Gattung Termes) sind Ersatzkönige und -Königinnen noch nie gefunden worden. Letztere sind übrigens den echten Geschlechtstieren nicht gleich. Die Arbeiter sind sowohl geschlechtlich verkümmerte Weibchen als Männchen.

[3]) Wie durch Ernährung einmal verkümmerte, das andere Mal entwickelte Geschlechtsorgane bedingt werden können, ist unbekannt. Man hat daran gedacht, daß gewisse parasitäre Protozoen, die im Enddarmsack leben, schuld an der Ver-

Jugendstadien den Bedarf der einzelnen Kasten in richtiger Weise zu decken; man nimmt an, daß auch hier die gerade notwendige Entwicklung durch besondere Art der Ernährung ausgelöst wird, doch wissen wir über diese Dinge, abgesehen von der erwähnten Erzeugung von Ersatzgeschlechtstieren, nichts Sicheres [1]).

ε) Gegenseitige Ernährung bei den **Ameisen.** Die Nahrung der Ameisen [2]) ist sehr mannigfach, obwohl bei einzelnen Arten ziemlich große Einseitigkeit herrschen kann; so leben manche vorzugsweise von Blattlausexkrementen, andere von Fleisch, andere von Pflanzenkost. Niemals aber läßt sich strenge Spezialisierung beobachten. Körnersammelnde Ameisen (siehe unten) fressen Fliegen, wenn man sie ihnen vorsetzt (nach Wheeler). Alle zeigen große Vorliebe für Süßigkeiten. Bei jagenden Ameisen finden wir eine Reihe besonderer Weisen der Jagd [3]) ausgebildet. Manche jagen einzeln, manche in großen Heeren, so z. B. die Wanderameisen, die dadurch sogar Ratten und Mäuse zu überwältigen imstande sind. Die Leichen werden zerstückt, das Fleisch nachhause getragen [3]). Manche Ameisen leben gelegentlich oder stets vom Raube der Brut anderer Ameisen. Besonders gilt dies für die „Diebsameisen" (z. B. Solenopsis fugax), die im Nestbezirk ja teilweise im Nest anderer Ameisen leben, durch ihre geringe Größe und die damit verbundene Enge der von ihnen gegrabenen Gänge, vor den großen Ameisen, ihren Wirtinnen, geschützt.

Auf die Art, wie die Ameisen die Schwierigkeit überwinden, den Weg vom Nest zu den, irgendwelches Futter bergenden Plätzen zu finden, wollen wir hier nur hinweisen (vgl. Hirnphysiologie und „Psychologie"); durch das Hintereinanderherlaufen der fouragierenden Arbeiterinnen entstehen die bekannten Ameisenstraßen, auf denen oft alle Hindernisse entfernt werden [4]).

Die Arbeitsameise [5]) nimmt Nahrung auf, verwertet davon aber nur einen kleinen Teil für sich, der Rest bleibt im Kropf oder Vormagen liegen und wird zur Fütterung der Nestgenossen verwandt. Diesen Vormagen (vergleichbar dem Honigmagen der Bienen) hat daher Forel „sozialen", den „Chylusmagen" (Mitteldarm) aber „individuellen Magen" genannt. Die Ameise „frißt" erst dann, wenn sie den Verschluß des Vormagens öffnet und einen Teil des Inhalts dieses letzteren in den Mitteldarm

---

kümmerung der Genitalien seien („parasitäre Kastration") und daß der Speichel die Entwicklung der Protozoen verhindere. (Der mit Protozoen gefüllte Enddarmsack drückt unmittelbar auf die Genitalien, ihre Entwicklung hemmend.)

[1]) Escherich, K., Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig, W. Klinkhardt, 1909.

[2]) Escherich, K., Die Ameisen. Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig, Vieweg, 1906.

[3]) Forel, Aug., Die Ameise. Die Zukunft, 1898; siehe auch Schimper, Botan. Mitt. Tropen (Jena, Fischer) H. 1, 1888.

[4]) Möller (Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Jena, G. Fischer, 1893) beschreibt die Straßen der Blattschneideameisen (Atta, siehe unten, unter pilzzüchtende Ameisen), als schön glatt ausgearbeitet, und halb in den Erdboden eingesenkt (1,5 cm breit und ebenso tief).

[5]) Wir unterscheiden auch bei den Ameisen drei typische Individuenformen, 1. die beiden Geschlechtstiere, Männchen und Weibchen, die (fast) stets geflügelt sind (die ♀ bis nach der Begattung), ferner die Arbeiterinnen, umgebildete flügellose Weibchen. Bei verschiedenen Arten gibt es, wie bei den Termiten, verschiedene Arbeiterformen, kleine und große etc., auch solche, die „Soldaten" genannt werden. (mit mehr oder weniger Recht); einzelne besondere Formen werden wir noch kennen zu lernen haben.

treten läßt. Verfüttert man blau gefärbten Zucker (Berlinerblau), so zeigt es sich, daß die blaue Flüssigkeit tagelang im Kropf bewahrt wird, ehe etwas davon in den Mitteldarm aufgenommen wird (Forel).

Mit dem Kropfinhalte füttert die Arbeiterin ihre Nestgenossen, wenn diese um solche Fütterung „betteln". Dies geschieht dadurch, daß die nahrungsgefüllte Ameise von der bettelnden heftig mit Fühlern und Vorderbeinen auf die Oberfläche und die Seiten des Kopfes geschlagen, und ihr die Mundgegend beleckt wird. Sie öffnet daraufhin die Kiefer „und beide Ameisen verbinden sich nun Zunge an Zunge". Die durch solche Fütterung aufgenommene Nahrung wird auch nur zu einem kleinen Teile zu eigenem Nutzen verwandt, der Rest weiter, an andere Genossen, verfüttert [1]).

Auf diese Weise werden auch die Larven gefüttert. Die brutpflegenden Arbeiterinnen lassen einen erbrochenen Tropfen Flüssigkeit auf den Mund der Larve fallen. Nur selten wird den Larven feste Nahrung, in Form von Insektenteilen, vorgesetzt, schon deswegen, weil bei den meisten Ameisenarten die Mundteile der Larven zum Zerkauen fester Teile noch nicht geeignet sind.

Anders z. B. bei der Unterfamilie der Formicidae: den Ponerinen, bei deren Larven Ober- und Unterkiefer chitinisiert sind; ihnen werden als Futter kleine tote Insekten oder Stücke größerer Insekten auf die flache tellerförmige Bauchseite gelegt [2]). Auch bei Lasius-Formica- und Atta-Arten ist Fütterung von Insektenteilen und Eiern an die Larven beobachtet worden.

Der Nahrungssaft, der den Larven gereicht wird, „stammt größtenteils aus dem Kropf, zum Teil aber sicher aus den Speicheldrüsen" (Escherich, S. 76). Es ist anzunehmen, daß durch Variation der Fütterung oder andere Momente der Brutpflege, die Arbeiterinnen nach Bedarf aus den weiblichen Larven, sei es Weibchen oder die verschiedenen Arbeiterinnenformen erzeugen können, doch weiß man hierüber noch nichts Genaues.

Es gibt Ameisenarten, welche Arbeiterlarven und -Puppen anderer Arten stehlen, die dann als „Sklaven" aufgezogen werden. In gewissen extremen Fällen, bei den „obligatorischen Sklavenhaltern", sind die Arbeiterinnen nur mehr imstande jene Larven und Puppen zu stehlen, während die Sklaven die Nahrung beschaffen und ihre Herren füttern (Gattung Polyergus, die Amazone). „Isoliert man eine Anzahl Polyergusarbeiterinnen, so gehen sie bald zugrunde, auch wenn man ihnen reichlich Nahrung vorsetzt (Escherich, S. 148, nach übereinstimmenden Resultaten zahlreicher Forscher). Die Amazonen können also ohne Hilfe der Sklaven nicht einmal fressen.

ζ) **Vorräte bei Termiten und Ameisen.** Sowohl Termiten, als die in warmen Ländern lebenden Ameisen, tragen in ihre Nester Nahrungsvorräte ein. Vielfach befinden sich in den Nestern besondere Vorratsräume. „Die Vorräte (der Termiten) selbst bestehen aus den verschiedensten Vegetabilien, hauptsächlich aus kleingeschnittenen Gras- oder Blattstückchen, oder Getreide- und anderen Samenkörnern [3])."

[1]) Nach Escherich, Die Ameisen, Braunschweig, Vieweg, 1906, S. 106 f. und Forel, Aug., Les Fourmis de la Suisse, Bâle, Genève, Lyon, H. Georg, 1874, p. 110.

[2]) Wheeler, W. M., Biol. Bull. Vol. 2, 1900.

[3]) Escherich, K., Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig, W. Klinkhardt, 1909, S. 103.

Ganz Ähnliches finden wir bei Ameisen. Freilich nicht in unserem Klima, woselbst der Winter in einer Art Starre zugebracht wird.

$\alpha\alpha$) Die Körnersammler (z. B. Aphänogaster) gehören den Mittelmeerländern an. Die Arbeiterinnen schleppen in langen Zügen Pflanzensamen ins Nest, die in besonderen Vorratskammern (Korngewölben) untergebracht werden.

Escherich (Die Ameisen, S. 115) konnte aus solchen Nestern zuweilen zwei Hände voll Getreidekörner herausholen. Eingesammelt wird ausgefallener Samen; aber die Ameisen erklettern auch wohl die betreffenden Pflanzen und schneiden den Samen selbst ab [1]). Bei alledem kommen die Samen aller möglichen Pflanzen in Betracht. Auch Getreidemagazine (der Menschen) und Kornkammern anderer körnersammelnder Ameisen werden beraubt. Die eingetragenen Körner werden dann in eigenartiger Weise, durch eine besondere Arbeiterunterkaste behandelt: sie werden gereinigt und geschält und durch trockenes Aufbewahren am Keimen verhindert. Ehe aber die Körner verzehrt werden, bringen die Ameisen sie (wohl durch Befeuchtung) zum Keimen. Wahrscheinlich geschieht das, damit die Stärke des Samens in Zucker verwandelt wird.

$\beta\beta$) Honigameisen (Myrmecocystus melliger var. hortus deorum, im Süden des Staates Colorado). Diese Tiere tragen den süßen Saft ein, der durch gewisse Gallwespengallen (auf Zwergeichen) ausgeschwitzt wird, und der sich in Form kleiner klarer Tröpfchen auf der Oberfläche der Galläpfel sammelt. Was nicht zur unmittelbaren Ernährung dient, wird in folgender eigentümlicher Weise gespeichert: Besondere Arbeiterinnen („Honigträger"), deren einzige Bedeutung es ist, in ihrem riesig erweiterten Vormagen den „Honig" aufzuspeichern, werden mit dem Safte gefüttert, bis der Kropf vollständig damit erfüllt ist: das Abdomen dieser Honigträger erscheint dick angeschwollen. So sind sie kaum irgend einer Bewegung fähig; sie hängen die meiste Zeit ihres Lebens unbeweglich an der Decke besonderer Vorratskammern. Ist nun der Honig in der Natur nicht mehr zu finden (er bildet sich nur, solange die Gallwespenlarve im Gallapfel lebt), so zehrt das Volk vom Kropfinhalt der Honigträger. „Die hungrigen Arbeiter steigen hinab in die Gewölbe, an deren Decke die Dickbäuche hängen und betasten die letzteren, welche sich durch Abgabe eines Honigtropfens erleichtern" (Escherich, S. 114).

η) Ameisen, die von **Pflanzenlauskot** leben. Züchtung von Pflanzenläusen durch Ameisen. Gleich den Bienen, nehmen auch Ameisen den zuckerreichen Kot der Blattläuse als Nahrung auf, allein sie verschaffen sich ihn unmittelbar von den Blattläusen, dadurch, daß sie ihnen den Rücken am Hinterleib mit den Fühlern bearbeiten, „betrillern", wie es die Termiten einander tun. „Die Blattlaus verhält sich dabei zunächst völlig ruhig; plötzlich kommt etwas Bewegung in sie, sie hebt ihren Hinterleib in die Höhe und läßt aus ihrem After einen klaren goldgelben Tropfen austreten [2])" (Escherich, S. 111), den die Ameise aufleckt.

Pflanzenläuse werden von den Ameisen nun recht eigentlich als Vieh gehalten. Handelt es sich um eigentliche Blattläuse, so können sie

---

[1]) Moggridge, J. Tr., Harvesting Ants and Trap-door Spiders London 1873 (Aphaenogaster barbarus und structor). Forel, Aug., Humboldt Bd. 9, 1890, S. 296 (Aphaenogaster arenarius).

[2]) Die Chemie dieses Saftes siehe unter Kot.

natürlich nicht in den Ameisennestern leben. Allein die Ameisen sorgen auch für solche, notgedrungen im Freien weidende Milchkühe, indem sie sie vor Feinden schützen, sie auch bei Störungen in Sicherheit bringen[1]). Im Herbst werden wohl auch die Wintereier der Blattläuse, ins Ameisennest gebracht, und aufbewahrt. Die im Frühjahr ausschlüpfenden jungen Läuse werden dann auf die Nährpflanze getragen.

Anders bei Wurzelläusen. Sie werden von den Ameisen an geeigneter Stelle im Nest selbst gehalten, und es gibt Ameisenarten, die durchaus von dieser eigenartigen Viehzucht leben (Lasius,—L. flavus sieht man überhaupt nur selten außerhalb des Nestes —, Camponotus etc.). Es gibt Wurzellausarten, die auf das Zusammenleben mit Ameisen völlig angewiesen sind (Paracletus, Torda u. a. nach Wasmann).

ϑ) Auch andere Tiere werden teils der Exkremente, teils besonderer Sekrete wegen, gehalten und beschützt. Hierhin gehören unter anderen die **„echten Ameisengäste"** (Symphilen), Tiere, die ihre eigene oder ihrer Brut Nahrung in Ameisennestern suchen, dafür aber mit besonderen Drüsenorganen ausgestattet sind, deren fettartige Sekrete ihnen bei den Ameisen Duldung verschaffen. Diese Sekrete, „Exsudate" genannt, sind ihrer geringen Menge wegen nicht so sehr als Nahrung, denn als „Genußmittel für die Ameisen aufzufassen" (z. B. die Gruppe der Lomechusini unter den Staphyliniden; Gattungen Lomechusa und Atemeles). Die Züchtung dieser Tiere, die dem Ameisenstaate nicht nur Nahrung, sondern auch einen Teil ihrer Brut kosten kann, lediglich um ihnen ein „Genußmittel" zu verschaffen, wird von Escherich mit dem menschlichen Alkoholismus verglichen, was für die extremen Fälle gewiß zutrifft. Um zu zeigen wohin diese „Leidenschaft" die Ameisen führen kann, will ich hier einen solchen extremen Fall, den Wasmann beschreibt, mit seinen eigenen Worten zur Darstellung bringen[2]):

„Als klassisches Beispiel für die Symphilie kann das Verhältnis von Lomechusa strumosa zu Formica sanguinea gelten. Der Käfer ist mit gelben Haarbüscheln[3]) an den Hinterleibsseiten ausgestattet, die zur Verdunstung eines flüchtigen aromatischen Fettproduktes (eines Fettäthers?) dienen, welches auf die Ameise gleichsam berauschend wirkt. Sie belecken deshalb den Käfer mit großem Eifer, füttern ihn auch aus ihrem Kröpfchen und erziehen sogar dessen Larven mit größerer Vorliebe als die eigene Brut. Und doch sind die Lomechusa-Larven die schlimmsten Feinde dieser Ameisen, indem sie deren Eier und junge Larven massenhaft auffressen und überdies durch ihre Fütterung aus dem Munde der Wirte den, für die Ernährung der Ameisenlarven nötigen Nahrungsvorrat ersehöpfen. Die Erziehung von Lomechusa vertritt in den infizierten Sanguinea-Kolonien diejenige der Fortpflanzungsindividuen der Ameise, namentlich der Weibchen, und führt schließlich, durch eine Aberration des normalen Brutpflegeinstinktes der Ameisen, zur Erziehung krüppelhafter Zwischen-

[1]) Besondere „Straßen" führen zu den Läusen, auch werden diese zuweilen durch besondere Bauten, „Blattlaus-Pavillons oder Gewölbe" durch die Ameisen (Lasius, Myrmica) gegen Wetter etc. geschützt. (Schutz gegen Feinde siehe auch Büsgen, M., Jenaer Zeitschr. Naturw. Bd. 25, 1891. S. 339.)

[2]) Wasmann, E., Biol. Zentralbl. Bd. 30. 1910. S. 97.

[3]) „Trichome", welche in vielen Fällen die Austrittstelle der Exsudatdrüsen (Poren oder „Porengruben") besetzen. Man nimmt auch an, daß diese Trichome bei Beleckung als Reizborsten dienen, daß sie also einen sekretionsvermehrenden Reiz auf die Drüsen ausüben.

formen zwischen Arbeiterinnen und Weibchen, der sog. Pseudogynen. Die Wirtskolonie degeneriert dadurch immer mehr, bis sie schließlich ausstirbt, während die Lomechusa in benachbarte Nester derselben Ameisenart wandert, um sich dort aufnehmen und pflegen zu lassen[1])."

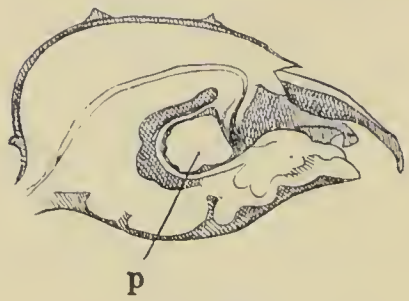


Fig. 220.

Halbschematischer Sagittaldurchschnitt durch den Kopf eines Atta-Weibchens kurz vor dem Verlassen des elterlichen Nestes, p Pilzmasse in der Infrabukkaltasche (nach Huber aus Biedermann).

Ähnlich wie bei den Ameisen liegen die Dinge bei den Termiten. Es gibt Termitengäste, die auf Kosten der Termiten leben, ihnen dafür „Exsudate" liefernd. Auch diese Exsudate, zu gering an Menge, um als Nahrung in Betracht kommen zu können, werden als Genußmittel angesehen (gewisse Käfer, Dipteren und Schmetterlingsraupen).

Aber auch „Milchkühe", den Pflanzenläusen der Ameisen vergleichbar, scheinen den Termiten nicht zu fehlen. Hauptsächlich sind es auch hier Blattläuse (Termitaphis circumvallata bei Armitermes foreli[2])) und Schildläuse (Cocciden). Das „Melken" selbst ist noch nicht beobachtet worden.

ι) **Pilzzüchtung.** Der „Viehzucht" mag sich der Ackerbau anschließen, den wir in Form von Pilzkultur bei Ameisen und Termiten finden.

Fig. 221.

Düngung des Pilzgartens. A Die Mutterameise führt die Pilzflocke zum After. B Einfügung der gedüngten Flocke in den Pilzgarten. Momentphotographien in natürlicher Größe (n. J. Huber aus Biedermann).

αα) Schlepperameisen, Blattschneideameisen (Gattung Atta, Untergattung Acromyrmex). Die Vertreter dieser Ameisengruppe legen in ihrem Nest „Pilzgärten" an, wobei sie einen bestimmten Pilz auf einen, ihm bereiteten Nährboden aussäen, ihn pflegen und in vorteilhafter Weise züchten. Da der Pilz ausschließlich in den Ameisennestern vorkommt, so muß er immer bei Gründung eines neuen Nestes aus dem alten mitgebracht werden (v. Ihering[3]), J. Huber[4])). Die Königin nimmt zu dem Zwecke in einer Art Blindtasche des Mundes, der sog. „Infrabukkaltasche" ein Stück des Pilzes aus dem alten Neste auf ihren „Hochzeits"flug mit (Fig. 220). Im neuen Neste wird die Pilzmasse ausgebrochen und von der jungen Königin durch ihren eigenen Kot ernährt (Fig. 221)[5]).

[1]) Vgl. ferner vor allem Wasmann, Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen. Biol. Zentralbl. Bd. 23, 1903, S. 63, 195, 232, 261, 298, und anderen Orts. Das Exsudatgewebe der myrmekophilen und termitophilen Käfer und Dipteren ist entweder wirkliches Fettgewebe (Staphyliniden), oder, bei anderen, handelt es sich um fettkörperähnliches („adipoides") Drüsengewebe (Clavigeriden und Paussiden der Ameisen, Aphodiinen der Termiten). Endlich kann es sich um eine Modifikation des sog. Blutgewebes (siehe Fettkörper) handeln.

[2]) Wasmann, E., Tijdschr. voor Entomologie Bd. 65, 1902, p. 95.

[3]) v. Ihering, H., Zool. Anz. Bd. 21, 1898, S. 238.

[4]) Huber, Jakob, Biologisches Zentralbl. Bd. 25, 1905, S. 606 und S. 625.

[5]) Damit sich überhaupt Kot bildet, frißt die Königin einen Teil der von ihr abgelegten Eier.

Die mittlerweile ausschlüpfenden Arbeiter helfen in der ersten Zeit, den Pilz mit ihrem eigenen Kote zu düngen; nach 8—10 Tagen beginnt das sog. Blattschneiden: Die Arbeiter ziehen in langen Zügen auf Bäume und Sträucher, um dort aus den Blättern halbkreisförmige bis kreisförmige Stücke auszuschneiden, die dann ins Nest geschleppt werden (Fig. 222), um dem Pilz als Nährboden zu dienen [1]). Die Blätter werden (für alle bisher beobachteten Atta-Arten gilt das) in kleiner und kleiner werdende Stücke zerlegt, bis Stücke entstehen, die kaum größer sind als der Kopf der betreffenden Arbeiterin. Zuletzt wird das Blatt an vielen Stellen von der Wand her eingekniffen, von der Fläche her geritzt, offenbar zur Erzielung möglichst vieler Epidermisdefekte; bei all diesen Behandlungen wird das Blatt weich. Hierauf wird es erst mit den Beinen, dann nochmals mit den Mandibeln zu einem Kügelchen geknetet. Nach sorgfältiger Bearbeitung ist das Blattstück zu einem weichen Klümpchen verarbeitet und kann dem „Pilzgarten" eingefügt werden [2]). Ein „Pilzgarten" (Fig. 223 a) aber ist ein schwammförmiges Gebilde, völlig aus solchen gekauten und gekneteten Blättern hergestellt, das sich in besonderen runden Kammern des Nestes befindet. Diese Kammern sind etwa so groß wie ein Menschenkopf und miteinander durch Gänge verbunden. Die einzelnen Kügelchen werden dem Bau jeweils unter Druck eingefügt. „Blattstückchen, welche am Morgen eingebaut waren, fanden sich schon am Nachmittag nach allen Richtungen von dem Mycelium durchwachsen" (Möller)[3]). Vom Pilz ausgelaugte Gartenteile werden entfernt und, wie dargetan, ersetzt. Mit dem Bau des „Gartens" ist die Arbeit noch nicht erschöpft; noch weitere Pflege ist notwendig. Vor allem müssen fremde Pilzarten und Bakterien durch „Jäten" ferngehalten werden. Dies besorgen nach Möller die kleinen Arbeiterinnen, während mittelgroße die Blätter zer-

Fig. 222.

Atta discigera, mit Schnittstücken an einer geplünderten Aipimpflanze herabsteigend (nach Möller).

[1]) Möller, Alfred, Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen; in Botanische Mitteilungen aus den Tropen, herausgeg. v. A. F. W. Schimper, H. 6. Jena, G. Fischer, 1893; Belt, Thomas, The Naturalist in Nicaragua. London 1874. Siehe auch Schimper, Bot. Mitt. Tropen (Jena, Fischer), H. 1. 1888, S. 10, die befallenen Pflanzen.

[2]) Auch andere pflanzliche Stoffe werden als Nährboden für den Pilz eingetragen: z. B. das Weiße aus Orangenschalen, Blüten etc. (Th. Belt).

[3]) Nach Göldi werden in die eingesetzten Blattmußkugeln Büschel von Myzelfäden eingesetzt.

kauen. An sich würde, ohne die reinigende Tätigkeit der Ameise, solch ein Pilzgarten erfahrungsgemäß sehr schnell Beute fremder Pilze (Schimmel etc.) sein, während die, der Pflege der Ameisen entnommenen Gärten, fast stets geradezu Reinkulturen der betreffenden Pilzart darstellen [1]). Der gezüchtete Pilz, ein Hutpilz, gehört der Gattung Rhozites an (R. gongylophora). Die Hüte des Pilzes konnten auf den Nestern gefunden werden, sie entsprangen aus Myzelmassen (Pilzfadengeflechten), welche ohne deutliche Grenze in den Pilzgarten übergingen.

Die Ernährung der Ameisen durch den Pilz. „Zerstreut an allen Teilen der Oberfläche des Pilzgartens bemerkt man weiße runde

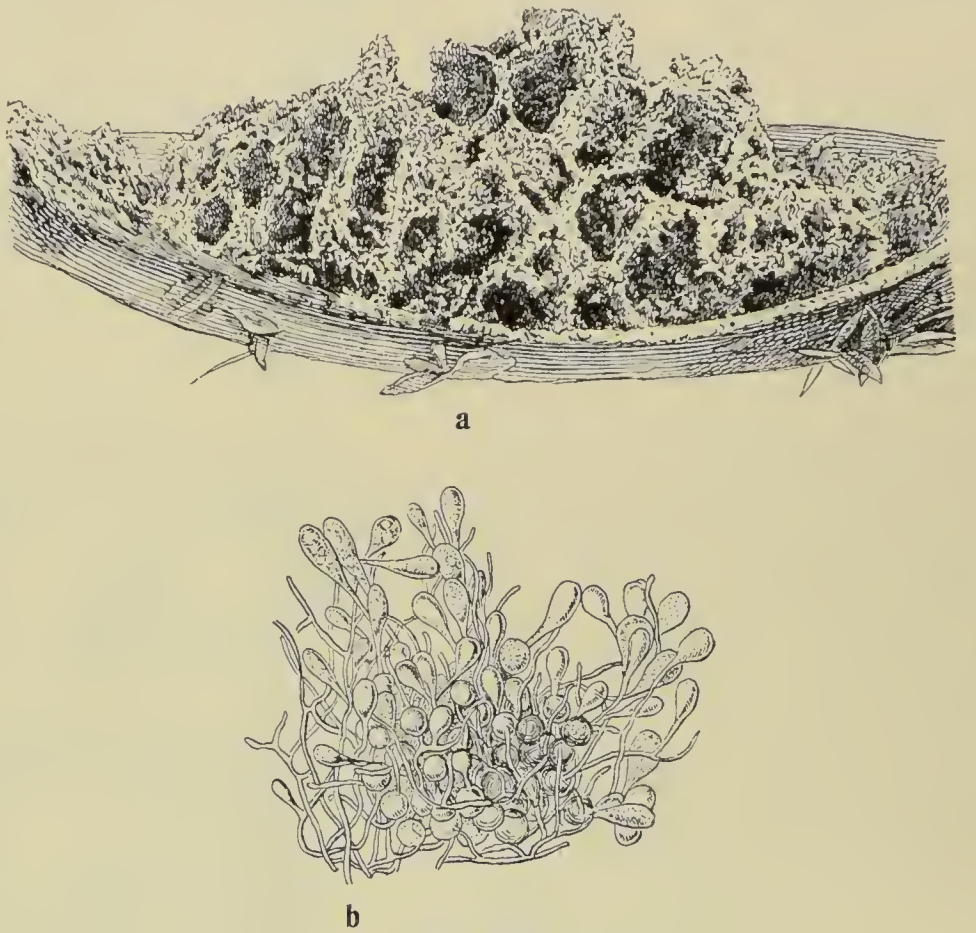


Fig. 223.

a In der Gefangenschaft innerhalb dreier Tage auf einem Teller aufgebauter Pilzgarten der Schlepperameise. Nur die untersten kleinen Kammern und Höhlungen stammen von dem ursprünglich eingebrachten Pilzgarten her. b „Kohlrabi" von Rhozites gongylophora (nach Möller aus Biedermann).

Körperchen, im Durchschnitt haben sie etwa $^1/_4$ mm Durchmesser, einzelne bis zu $^1/_2$ mm . . . diese weißen Körperchen nenne ich die Kohlrabihäufchen (Fig. 223 b) im Neste der Ameisen. Sie bilden die hauptsächlichste, wo nicht einzige Nahrung der Atta-Arten" (Möller). „Die Myzelien (unseres Pilzes) zeigen eine stark ausgeprägte Neigung zur Bildung von Anschwellungen und Aussackungen . . . Eine derselben, welche vermutlich unter dem Einfluß der Züchtung und Auswahl seitens

[1]) Zur weiteren Pflege des Pilzes von seiten der Ameise gehört das Lüften der Pilzkammern durch besondere Röhren (Th. Belt) und das Abbeißen der Luftfäden (Luftmyzelien), die sich nach Entfernung aller Ameisen stets bilden (auch Konidien) und die in einer, für die Ameisen schädlichen Weise wuchern würden: u. a. schrumpfen während solcher Wucherungen die „Kohlrabi" zusammen.

der Ameisen ihre gegenwärtige Gestalt erreicht, ist in den Kohlrabihäufchen gegeben." Diese Kohlrabi sind reich an Protoplasma (Eiweiß). Möller überzeugte sich durch Augenschein, daß die Ameisen diese „Kohlrabi" tatsächlich fressen (S. 35), während die eingetragenen, geschnittenen Blätter ihnen nicht zur Nahrung dienen können. Die Geschlechtstiere, Eier, Larven und Puppen findet man neben den Arbeitern, in den Hohlräumen der Pilzgärten selbst.

Auch bei anderen Ameisen, die nicht Blätter schneiden und eintragen, findet man Pilzkultur. So bei den Haarameisen (Gattung Apterostigma), die ihren Pilzen verschiedenartiges Pflanzenmaterial zur Verfügung stellen: Holzmehl und Exkremente, die von holzfressenden Insekten stammen, welche mit den Ameisen die gleichen morschen Stämme bewohnen; ferner Mehlarten etc. [1]).

Fig. 224.

Ein geöffneter Hügel von Termes bellicosus. Die weißen schwammartigen Gebilde stellen die „Pilzgärten" dar (nach Escherich).

$\beta\beta$) Pilzzüchtende Termiten. Es gehört zu den wunderbarsten aller jener Analogien, die sich zwischen den, in keiner Weise verwandten Ameisen und Termiten nachweisen lassen, daß auch bei Termiten eine ganz ähnliche Pilzzucht vorkommt, wie bei den Ameisen: Ganz wie bei den Ameisen werden besondere Vegetationsformen eines Pilzes, auf einem Nährboden zerkleinerter und verarbeiteter Pflanzenteile kultiviert. Als solche Pflanzenteile kommt im wesentlichen Holzbrei in Betracht, also das von den Termiten gefressene und durch Verdauung wohl auch schon aufgeschlossene Holz. Holtermann (nach Escherich [2])) findet in den Pilzgärten der Termiten nur „mechanische Zellen" (Epidermiszellen, Bastfasern, Tra-

[1]) Die Gattungen Atta, Apterostigma und dazu Cyphomyrmex, die alle drei Pilze züchten, werden (mit drei anderen Arten, von denen Pilzkultur nicht bekannt ist) von Forel zur Sippe der Attini (innerhalb der Unterfamilie Myrmicidae) vereinigt.

[2]) Escherich, K., Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig, W. Klinkhardt, 1909.

cheïden, Ringgefäße, Steinzellen). Doflein[1]) beschreibt bei Termes obscuriceps solch einen Pilzkuchen wie folgt: „Es waren braune Kuchen einer feuchten bröckeligen Substanz, welche in Form, Größe und Struktur durchaus mittelgroßen Badeschwämmen glichen" (Fig. 224). Sie sind also von einem labyrinthartigen Gang- und Kammersystem durchbohrt; in ihnen wimmelt es von Larven und Nymphen. Bei verschiedenen Arten sind die Gärten recht verschieden, besonders was die Größe anbetrifft, die von Haselnuß- bis zu Menschenkopfgröße schwankt. Auch diese Nährböden sind dicht mit Mycelfäden eines Pilzes durchwachsen, an denen kugelige Körperchen (Sphären, Knötchen, Myzelköpfchen) in einem Durchmesser von 1½ bis 2½ mm in geringerer oder größerer Menge wachsen. Es wird ferner eine komplizierte Gartenarbeit der Termiten beobachtet. Ihr ist es zuzuschreiben, daß die Knötchen entstehen[2]). Ferner gilt es, den betreffenden kultivierten Pilz, Volvaria, in relativer Reinkultur zu erhalten. So scheint stets neben ihm ein anderer Pilz vorzukommen, Xylaria, den die Termiten offenbar dauernd unterdrücken müssen, der aber unmittelbar sich entwickelt, wenn man den Garten ohne Hilfe von Termiten weiterzüchten will. Sicherlich ist der Termitengarten nicht so rein als der Ameisengarten. Ventilationseinrichtungen endlich dienen dazu, die bei dem Wachstum der Pilze entstehenden Gase zu beseitigen.

Nach Doflein (l. c.) dienen die Pilzknötchen nur als Nahrung für die Brut: Im Kropfe sämtlicher Larven von Arbeitern und Soldaten und sämtlicher Larven und Nymphen der Geschlechtstiere, ließ der Pilz sich nachweisen. Diese Formen konnte Doflein auch mit den „Sphären" füttern. Das gelang auch bei der Königin, niemals aber bei Soldaten oder Arbeitern, in deren Mägen auch stets nur Holzreste gefunden wurden. — Gleich den Blattschneiderameisen, hat man auch Termiten Blattstücke (auch Gras) schneiden und eintragen sehen, und angenommen, daß auch dieses Material benutzt wird, Pilzgärten anzulegen (Haviland, Sjøstedt nach Escherich).

b) Insekten, die als Gäste oder Schmarotzer am Tische der sozialen Insekten leben.

Es gibt sehr viel verschiedenartige Insekten, welche ihr Dasein dadurch fristen, daß sie, sei es von den Vorräten, sei es von den Mitgliedern der Tierstaaten leben. Die echten Ameisen- und Termitengäste lernten wir schon kennen, die für geringe Mengen eines „Exsudats", sich im Nest ihrer Wirte holen können, was ihnen zusagt. Ferner ist hier der erwähnten Diebsameisen zu gedenken; auch Diebstermiten soll es geben. — Auf die zahlreichen Insekten, welche ohne „Nutzvieh" oder „echte Gäste" zu sein, im Ameisen- oder Termitenbau leben, können wir nicht eingehen. Viele werden indifferent von den Ameisen geduldet, was sehr oft dadurch kommen dürfte, daß die Ameisen den Eindringling gar nicht wahrzunehmen imstande sind (z. B. winzige Collembolen der Gattung Beckia, dann kleine Staphylinen). Das Verhältnis solcher Tiere zu den Ameisen nennt man „Synökie". In anderen Fällen stehen die Ameisen den Eindringlingen feindlich gegenüber („Synechthrie"), doch sind diese hinreichend vor den Angriffen des Wirtes

[1]) Doflein, Verh. deutsch. zool. Ges. Vers. 15, 1905, S. 140.
[2]) Petsch, T., Ann. R. botan. Gardens Paradeniya (Ceylon) T. 3, 1906, p. 185.

geschützt. Was die in Synökie und Synechthrie lebenden Wesen in den Nestern suchen, ist recht verschiedenartig; so z. B. Brut, Vorräte, Abfälle, Leichen der Wirte, aber auch deren Parasiten (Milben) etc. Die echten Ekto- und Entoparasiten der Ameisen und Termiten beschäftigen uns nicht.

Auch einen Gast der Bienen haben wir schon kennen gelernt: die Bienenmotte Galeria melonella. Wir wollen einige weitere Bienenschmarotzer aufzählen: Meloe (proscarabeus, der Maiwurm oder gemeiner Ölkäfer). Die Larve dieses Käfers kriecht in Nektar führende Blumen, um sich mit ihren Füssen, die mit dreizackigen Klauen versehen sind, Bienen (und anderen Nektarsaugern) in die Haare zu hängen. So gelangen sie in das Nest (den Stock) und leben zuerst von der Brut, später von der, für die Larven bestimmten Nahrung.

Unter den Honigliebhabern ist ein großer Schmetterling, Acherontia atropos, der Totenkopf, zu nennen, der in die Bienenstöcke eindringt, um Honig zu rauben; und andere Beispiele mehr.

c) Die parasitisch lebenden Insekten.

Alle die letztgenannten Arten der Lebensfristung leiten allmählich zum echten Parasitismus über.

Wir behandeln hier Parasiten von Pflanzen und Tieren, beschränken uns aber bei den, auf Pflanzen schmarotzenden Insekten auf die Gallenbildenden, bei denen man sehr interessante Anpassungserscheinungen hat feststellen können.

α) **Pflanzenschmarotzer.** Die **gallenerzeugenden** Insekten. Drei Gruppen von Insekten haben wir, als in erster Linie gallenbildend zu nennen: 1. gallenbildende Pflanzenläuse, 2. Gallmücken, 3. Gallwespen. Die Physiologie der Ernährung eines gallenbewohnenden Insekts wollen wir bei einer Gallwespe kennen lernen, für die anderen Formen muß uns eine ganz kurze Übersicht der verschiedenen Gallenarten, die sie erzeugen, genügen. Mit dieser Übersicht wollen wir anfangen.

αα) Blattroller. Hier nennen wir die Aphiden, Blattläuse, die wir als Nutzvieh der Ameisen und Termiten kennen lernten. Allgemein leben sie von Pflanzensäften, die sie aus lebenden Pflanzenorganen, nach Einstich saugen. Der Vorgang selbst beschäftigt uns im nächsten Kapitel. Einzelne Blattläuse verursachen durch ihren Stich, daß das angestochene Blatt sich einrollt. In diese runzlige Rolle werden die Jungen abgesetzt (z. B. Schizoneura ulmi auf Ulmus campestris) [1]).

ββ) Schizoneura lanuginosa (an Ulmus campestris) verursacht kompliziertere Gallen, gleichfalls durch Zusammenrollen der Blätter. Doch wirkt der Reiz hier auf alle oder doch mehrere Blätter der Endknospe eines Seitentriebes. „Die einzelnen Blattanlagen krümmen sich ein und verwachsen mit ihren Rändern zu einer bis walnußgroßen gelappten hohlen

[1]) Es ist bekannt, daß viele Insekten imstande sind, Blätter zum Aufrollen zu bringen, die ihnen dergestalt Schutz gewähren, z. B. Lepidopterenraupen (etwa die Raupen von Phycis zelleri, des Eichentriebzünslers). Um das Gespinstnest vieler solcher Raupen krümmen sich die Blätter zusammen, allerdings hier nur die Wohnung bietend. Die Gallmücke Cecidomyia marginem torquens verursacht, neben Bildung einer kleinen Galle, das Einrollen des von der Larve bewohnten Blattes etc.

Blase“ (Judeich und Nitsche[1]), S. 1207). In dieser Art Galle leben zahlreiche Insassen, welche die Galle mit ihrem Kote füllen[2]). Die Tiere entweichen später durch Risse in der oberen Wand der Galle. Solch ein Gebilde heißt „Beutelgalle“.

$\gamma\gamma$) Die wichtigste Form der Gallen ist die, bei der es zu echten Gewebswucherungen, zu „Neubildungen“ kommt. Wir finden solche schon bei Blattläusen, z. B. Pemphigus oder Tetraneura ulmi, bei der sich eine „Taschengalle“ durch Wucherungen und Ausstülpungen[3]) des Blattes, auf dessen Unterseite sie sitzt, oberhalb der jungen Blattlaus bildet. Das Innere der Ausstülpung kommuniziert zuerst also mit der Außenwelt. Der Eingang in diesen Hohlraum verschließt sich jedoch später.

Die praktisch wichtigste Art dieser Blattläuse ist übrigens Phylloxera (Xerampelus) vastatrix, die Reblaus, deren ungeflügelte Generationen teils in Blattgallen, teils (hauptsächlich) an den Wurzeln des Weinstocks leben. Die bekannten „Nodositäten“ der Wurzeln, die sie erzeugen, sind Folge ihres Stiches: Wucherungen (Gallen), die aber die Läuse nicht beherbergen.

$\delta\delta$) Bewohnte Cambiumgallen finden wir u. a. bei gewissen Gallmücken. Die Larve von Cecidiomyia saliciperda, die Weidenholzgallmücke, wandert von der Rinde her — wo die Eier abgelegt werden — in das Cambium verschiedener Weidenarten. Es bilden sich Larvenkammern durch maserige Wucherung des Cambium.

Cecidiomyia salicis legt die Eier auf junge Ruten von Salix purpurea. Die Larven dringen ein und erzeugen holzige Auftreibungen durch Erweiterung der Markröhre. Die Markhöhle erscheint von wucherndem parenchymatösem Gewebe erfüllt, in dem die Larvenkammern liegen (Judeich und Nitsche).

$\varepsilon\varepsilon$) Die Blattgallen der Blattwespen (Cynipidae). Die Eier der Gallwespen werden entweder auf die Pflanze, oder aber mit Hilfe eines „Legebohrers“ in das Pflanzengewebe gelegt. Alle Pflanzenteile können von den Gallwespen angegriffen werden (Wurzel-, Rinden-, Stengel-, Knospen-, Blatt-, Blüten- und Fruchtgallen). Wohl in allen Fällen handelt es sich bei diesen Gallenbildungen um Wucherung des Pflanzengewebes, im Umkreise der Berührungsstelle zwischen Ei und Nährpflanze; an der Berührungsstelle selbst bleibt das Wachstum hingegen zurück. So wird das Ei „durch eine anfänglich ringförmige, späterhin über dem Ei gewissermaßen zusammenschlagende und zur Galle sich schließende Überwallungszone allmählich eingebettet“ (Judeich und Nitsche, S. 684).

Wurde das Ei auf die Pflanze gelegt, so bilden Epidermiszellen die Innenauskleidung der Gallenkammer und den Verschluß des Kammerloches. Wurde das Ei in das Pflanzengewebe hineingelegt (z. B. Cynips terminalis), so besteht das Kammergewebe aus inneren Zellen der Pflanze.

Die zur Gallenbildung führende Wucherung entsteht durch einen „formativen Reiz“, den das Ei selbst oder die junge Larve auf das Pflanzen-

[1]) Alles dies nach Judeich und Nitsche, Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. Wien Hölzel 1895. Siehe neuerdings Küster, Ernst, Die Gallen der Pflanzen, Leipzig, Hirzel, 1911.

[2]) Haselnußgroße Klumpen aus Dextran finden sich. Wir kommen im Abschnitt über Kot darauf zurück.

[3]) Wie man etwa schematisch die Ausstülpung von Drüsengängen darzustellen pflegt.

gewebe ausübt. Das Leben der Larve wirkt erhaltend auf die Galle, stirbt die Larve ab, so verödet die Galle, doch kann die Stelle der Larve auch durch gewisse Gallschmarotzer eingenommen werden.

Bau der Galle, Ernährung der Larve. Die Larvenkammer wird stets ausgekleidet durch ein Gewebe, das reich ist an Stärke, Eiweiß und Öl. Es ist das Nahrungsgewebe, von dem die Larve lebt. Das äußere Gallengewebe enthält die Gefäßbündel, zwischen beiden Lagen kann eine Schicht von Steinzellen sich befinden (Schutzschicht Bordas). Durch den Reiz der Larve, die von dem Nahrungsgewebe lebt, wird der Galle von der Pflanze lebhaft Nahrung zugeführt: Stellt man einen Zweig mit einer Galle in Wasser, so geht die Galle ein[1]).

Die Gallen werden zuweilen von sog. „Einmietern" bewohnt, Larven, die in bereits gebildete Gallen anderer Insekten eindringen, und hier, sei es nach Tötung (und Verzehrung), sei es unter Schonung des Lebens des gallenerzeugenden Insekts, auf Kosten der Galle leben. Es handelt sich bei diesen „Einmietern" hauptsächlich um eine Gruppe der Gallwespen selbst: „Inquilinae", aber auch andere Insekten leben so (gewisse Gallmücken, dann Formen, die einigen Familien der Hymenopteren angehören, nämlich den Ichneumoniden[2]), Braconiden und Chalcididen).

β) **Parasiten an Tieren.** Zahlreiche Insekten leben als Ektoparasiten auf anderen Tieren. Wir lernten einige kennen, welche die hornartigen Epidermisgebilde von Wirbeltieren fressen. Andere leben als Blutsauger. Bei ihnen bietet hauptsächlich die Nahrungsaufnahme Interessantes (siehe nächstes Kapitel).

Entoparasiten. Wir nennen zuerst die Schlupfwespen Entomophaga. Unter ihnen gibt es Arten, bei denen die Weibchen andere Insekten, meist Raupen, aber auch Eier, mit dem Legestachel anbohren und ihre eigenen Eier in das Opfer hinein legen. In Raupen z. B. schlüpfen die jungen Larven aus und zehren nun, wie es scheint, im wesentlichen vom Fettkörper der Raupe, so daß deren Leben unmittelbar nicht gefährdet wird; später, vor der Verpuppung der Schlupfwespe, werden auch die anderen Organe aufgefressen. Der Wirt geht zugrunde. Daß dies eine ganz eigene Art von Parasitismus ist, bei der wenig genug von jenen komplizierten Wechselverhältnissen zwischen Wirt und Schmarotzer zu merken ist, die wir etwa von den Würmern her kennen, dürfte leicht ersichtlich sein: Der Parasit läßt sich hier nicht, als einen aufgezwungenen Teil des Wirtsorganismus, von dessen Säftestrom ernähren, sondern er frißt den Wirt, nur eben von innen her, auf.

Ein ähnliches freies Parasitenleben in der Leibeshöhle anderer Insekten führen die Larven der Gattung Tachina (Dipterenfamilie Muscidae). Die Eier werden auf die Haut gelegt; die Larve bohrt sich — vielleicht unter Verwendung eines lösenden Speichels — durch die Haut des

[1]) Literatur neben Judeich und Nitsche, Taschenberg in Brehms Tierleben: Beyerinck, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen 4. Amsterdam 1882; Bordas, Sur quelques galles de l'églantier. Revue Bretonne de Botanique. Rennes 1907, Separat. (Rhodites rosae an wilden Rosen). Siehe auch Küster, Die Gallen der Pflanzen, Leipzig, Hirzel, 1911. Stoffspeicherndes Gewebe S. 232.

[2]) Bordas, l. c. beschreibt, wie manche Hymenopteren (z. B. Torymus, eine Chalcidide) mit dem Legestachel die Gallen durchbohren, welche Rhodites rosae an wilden Rosen erzeugt (diese Gallen sind die sog. Bedegnaren, die wie mit Moos bewachsen erscheinen). Das Ei wird auf den Körper der Rhoditeslarve abgelegt, die Torymuslarve frißt den Wirt einfach auf.

Wirtes, an welche das Ei gelegt wurde, und gelangt in die Leibeshöhle: Die Larve von Thrixion halidayanum[1]), z. B. lebt die erste Zeit frei in der Leibeshöhle von Leptynia hispanica, einer „Gespenstheuschrecke" (Phasmide). Später setzt sie sich fest, bohrt mit dem Hinterteil in die Wand des Wirtes ein Loch, gegen das sie, zur Atmung, die hinteren Stigmen drückt, doch so, daß der Wirt kein Blut verliert (durch dieses Loch schlüpft sie auch später aus). Diese Larve soll von der Leibeshöhlenflüssigkeit des Wirtes leben.

Entoparasiten höherer Tiere, speziell des Menschen. Der Hauptsache nach kommen 3 Insektengruppen als Entoparasiten in Betracht: Die zu den Aphaniptera (Flöhen) gehörige Gattung Sarcopsylla (Sandfloh[2])) und Formen, die zu den beiden Dipterenfamilien der Musciden und Östriden (Dasselfliegen) gehören.

Unter den Musciden kennen wir eine Reihe gelegentlicher Parasiten. Wir wissen ja schon, daß diese Tiere ihre Eier meist an faulende Stoffe pflanzlicher oder tierischer Natur legen, auf deren Kosten die Larven sich dann entwickeln. Die Weibchen werden durch den üblen Geruch der faulenden Stoffe angelockt, und wir hörten, wie sie, durch den Geruch der sog. Aaspflanzen (gewisse Araceen, Stapelien, Aristolochien), verleitet werden können, an ihren Blüten die Eier abzulegen, den Pflanzen die Befruchtung besorgend, oder selbst ihre Beute werdend. In gleicher Weise können die Weibchen mancher Aasfliegen dazu kommen, ihre Eier an schlafende Menschen oder Tiere zu legen, angelockt etwa durch übelriechende Sekrete aus vernachlässigten Wunden, aus der Konjunktiva, aus Nase, Ohren oder den Genitalien. Auch durch Zufall können mit ungekochter Nahrung die Eier in den Darmkanal des Menschen gelangen, wo die Larven seltsamerweise auskriechen und sich am Leben zu erhalten vermögen.

Einige Beispiele: Homalomyia canalicularis. Die Larven leben an Gemüsen oder an sich zersetzenden Pflanzenstoffen. Mit Salatblättern gelangen sie nicht selten in den Magen des Menschen, woselbst sie krankhafte Erscheinungen hervorrufen können.

Unsere beiden Fleischfliegen Calliphora vomitoria, und Sarcophaga carnaria, legen gelegentlich ihre Eier in die Nase oder offene Geschwüre schlafender Menschen, oder die Eier gelangen auch wohl durch die Nahrung in den Magen. Man hat die Larven im Darmkanal, ferner in den Nasenhöhlen, Stirnsinus, in Konjunktiva, Gehörgang, Anus, Vulva, Vagina, Präputium und offenen Geschwüren gefunden. Vom Ort der Eiablage vermögen sie im Wirte weiter zu wandern[3]). Ja, die Larven von Lucilia macellaria (Argentinien bis in den Süden der Vereinigten Staaten) vermögen sogar Knorpel zu durchbohren. Diese letzteren Larven scheinen in der Norm zu leben, wie die vorher erwähnten Formen

[1]) Pantel, J., La Cellule T. 15, 1898, p. 1. Pantel begründet die Ansicht, daß zur Durchbohrung der Haut ein Speichelsekret dient, einmal mit der Beschreibung großer Speicheldrüsen, dann mit dem Umstande, daß das Loch in der Heuschreckenhaut verfärbte Ränder hat.

[2]) Sarcopsylla penetrans, der Sandfloh. Das befruchtete Weibchen bohrt sich in die Haut des Fußes verschiedener Säugetiere, auch des Menschen ein. Die ausschlüpfenden Larven verursachen Geschwüre.

[3]) Braun, M., Die tierischen Parasiten des Menschen. Würzburg, Kabitzsch, 1908; Mankiewicz (zu Calliphora), Arch. path. Anat. allg. Path. Bd. 44, 1868, S. 375; Guyot, C. R. Acad. Sc. Paris T. 7, 1838, p. 125; Grube, Arch. Naturgesch. Bd. 19, 1853, S. 282; Legrand du Saulle, C. R. Acad. Sc. Paris T. 45, 1857, p. 600. Die drei letzteren über Sarcophaga carnaria u. a. m.

ausnahmsweise d. h. also, sie sind echte Parasiten. Den echten Entoparasiten wenden wir uns jetzt zu.

Die meisten echten Entoparasiten an Säugetieren unter den Dipteren gehören zu den Östriden. Man teilt diese, je nach ihrem Parasitismus in drei Gruppen.

$\alpha\alpha$) Kutikole Östriden. Die Larven siedeln sich in der Haut an, die sie aber erst nach längerer Wanderung vom Darm her erreichen; z. B. Hypoderma bovis, die Rinderbies- oder Dasselfliege. Die Eier werden an die Haare weidender Rinder gelegt und werden von diesen aufgeleckt. Aus dem Schlund oder Magen wandern die Larven (Bieswürmer oder Dasseln genannt) in das submuköse Gewebe des Schlundes. Nach mehreren Monaten treten sie von da eine höchst komplizierte Wanderung durch den Organismus an, kommen in den Wirbelkanal, um schließlich in die Haut zu gelangen, wo sie die Dasselbeulen bilden[1]) (auch beim Menschen).

$\beta\beta$) Die kavikolen Östriden bewohnen als Larven, Nasen- und Stirnhöhlen von Wiederkäuern, Equiden, Proboscidiern (z. B. Cephalomyia ovis beim Schaf, gelegentlich beim Menschen).

$\gamma\gamma$) Gastrikole Östriden. Die Eier werden an die Haare von Equiden abgelegt, und die ausschlüpfenden Larven vom Wirte aufgeleckt. Die Larven leben, je nach Art an verschiedenen Stellen des Darms, z. B. Gastrophilus equi befestigt sich an der Innenfläche des Pferdemagens. Reif wird sie mit dem Kot nach außen entleert, wo sie sich verpuppt. Andere Arten leben zum Teil im Darm.

d) Fügen wir nun noch hinzu, daß viele Insekten in gewissen Lebensperioden **keinerlei Nahrung** aufnehmen (z. B. die Puppen der Insekten mit vollkommener Verwandlung, siehe aber den Anhang!), ja, daß z. B. die Geschlechtsgeneration der Reblaus, manchen Ixodesmännchen vergleichbar, zeitlebens keine Nahrung aufnimmt (Mundwerkzeuge und Darmtrakt sind nicht ausgebildet[2])), so können wir damit unsere Übersicht über die Ernährungsweise der Insekten abschließen, uns bewußt bleibend, nur einige wenige Punkte aus einer unnennbaren Mannigfaltigkeit herausgelesen zu haben.

Anhang. Kohlensäureassimilation durch Schmetterlingspuppen nach Maria v. Linden[3]). „Es hat sich durch die gasanalytische Methode nachweisen lassen, daß bei den Puppen von Papilio podalirius und bei denen von Sphinx euphorbiae und ebenso bei den Raupen von Botys urticae und Vanessa urticae in kohlensäurereicher Atmosphäre, Kohlensäure absorbiert und Sauerstoff abgegeben wurde. . . . . Ferner wurde sowohl auf gasanalytischem Wege, wie auch durch die Engelmannsche Bakterienmethode[4]) und die Hoppe-Seylersche Hämoglobinmethode gezeigt, daß die Abspaltung des Sauerstoffes sich vorzugsweise bei Tag vollzieht, daß das Insekt, ebenso wie die Pflanze, die Licht-

[1]) Braun, l. c. nach Jost, H., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 86, 1907, S. 644.

[2]) Lichtenstein zitiert nach Mégnin, C. R. Acad. Sc. Paris T. 83, 1876, p. 993.

[3]) v. Linden, Maria, Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt. 1906, Suppl., S. 1; C. R. Soc. Biol. T. 59, 1905, p. 692, 694, 696; Sitz.-Ber. niederrh. Ges. Nat.-Heilk. Bonn 1905 und 1907; Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt. 1907, S. 162. Obiges Zitat nach 1906. Später wurden auch wesentlich mehr Formen untersucht.

[4]) Gewisse Bakterien, die (nur) bei Anwesenheit von Sauerstoff Eigenbewegungen ausführen, sind als äußerst scharfes Reagens auf die Abgabe von Sauerstoff zu verwerten.

energie benützt, um in seinem Organismus diesen Reduktionsprozeß auszuführen. Als Folge einer derartigen assimilatorischen Tätigkeit hat sich bei den Puppen Gewichtszunahme und eine Steigerung ihres Kohlenstoffgehaltes ergeben. Es wurde ferner gefunden, daß die Puppen in kohlensäurereicher Luft, außer dem Kohlenstoff auch Stickstoff aus der Atmosphäre aufnehmen und, daß ihr Organismus dadurch eine erhebliche Bereicherung an stickstoffhaltigen Substanzen erfahren kann." Aus diesen Stoffen im Verein mit gleichfalls aufgenommenem Wasser vermögen die in Frage stehenden Wesen, nach M. v. Lindens Ansicht, die zum Stoffwechsel und zum Wachstum notwendigen organischen Substanzen zu bilden. Diesen Mitteilungen widerspricht v. Brücke[1]); nach seinen Versuchen ist der höhere Gehalt an organischem Material, von, in Kohlensäure gehaltenen Puppen, nicht durch Assimilation, sondern durch geringeren Verbrauch der sich relativ langsam entwickelnden Puppen zu erklären. Es ist hier nicht der Ort, auf eine Diskussion dieser Frage einzugehen, weswegen wir denn auch auf eine Wiedergabe der einzelnen Versuchsergebnisse verzichteten. Zu einer Frage von solch prinzipieller Bedeutung wird man erst Stellung nehmen können, wenn ihr Für und Gegen experimentell vollkommen erschöpft ist. — Vor kurzem hat Gräfin v. Linden[2]) neue Versuchsergebnisse mitgeteilt, wobei insbesondere durch quantitative Bestimmung der einzelnen in Frage kommenden Substanzen, festgestellt wurde: „daß die in kohlensäurereicher Atmosphäre erzogenen Versuchspuppen erhebliche Mengen von Eiweiß- und Fettkörpern gebildet haben, wozu sie die Elementarbestandteile aus der ihnen zur Verfügung stehenden Atemluft und dem Wasser, mit dem sie benetzt wurden, entnehmen mußten".

B. Die Physiologie des Vorderdarms.

Nahrungsaufnahme, Speicheldrüsen, erste Verdauung in den Erweiterungen des Vorderdarms.

Von allen Teilen des Verdauungsapparates steht der Vorderdarm mit seinen Hilfswerkzeugen in weitgehendster Abhängigkeit von der Lebensweise des betreffenden Tieres. Wir werden hier also eine Mannigfaltigkeit zu erwarten haben, welche an Mittel- und Enddarm in gleicher Weise nicht zu erkennen ist. Dabei erstreckt sich der Einfluß der Lebensart in der Regel auf den gesamten Vorderdarm in so ausgesprochener Weise, daß wir uns die Aufgabe stellen müssen, bei einigen biologischen Typen, je im Zusammenhang, die Kette von Erscheinungen kennen zu lernen, die sich im Vorderdarme mit seinen Hilfsorganen abspielen.

Allgemeiner Überblick über den Vorderdarm der Insekten und seine Hilfsorgane[3]).

In den Dienst der Nahrungsaufnahme treten Kopfgliedmaßen und unpaare Chitinfalten, welche die Außenhaut bildet, da wo sie in den Mund

[1]) v. Brücke, Ernst Th., Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt. 1908, S. 431. Antwort von v. Linden, Maria, ibid. 1909, S. 402. Antwort von v. Brücke S. 405. Vgl. auch Weinland, E., Malys Tierchemie 1906 und 1907, Handbuch der Bioehemie des Menschen und der Tiere. Herausgegeben von C. Oppenheimer, Bd. 4, Hälfte 1, S. 150. (Es findet keine Stickstoffassimilation statt.) Buytendyk, F. J. J. Biol. Centralbl. Bd. 31, 1911, S. 643 (keine Kohlensäureassimilation).

[2]) v. Linden, Gräfin M., Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt. 1910, Suppl. S. 153; die Assimilationstätigkeit bei Schmetterlingspuppen, Leipzig Veit & Comp. 1912.

[3]) Hauptsächlich nach Lang, A., Vergleichende Anatomie. Aufl. 1.

übergeht. Wir unterscheiden (abgesehen von einem Paare vor dem Munde stehender Antennen): 1. die Oberlippe eine unpaare Chitinfalte (Labrum); 2. ein Paar Oberkiefer (Mandibeln); 3. ein Paar vorderer Unterkiefer (Maxillen) mit den Unterkiefertastern (Palpus maxillaris); 4. ein Paar hinterer Unterkiefer, die zusammen mehr oder weniger vollständig zu einer sogenannten Unterlippe verschmelzen (Labium).

Hierzu können noch weitere unpaare Chitinfalten kommen, die wir im einzelnen beschreiben werden.

Zwischen den Mundteilen, von Ober- und Unterlippe eingerahmt, liegt der Mund. Vom Vorderdarm werden uns folgende Teile beschäftigen:

1. Der Ösophagus beginnt oft mit einem muskulösen Saugapparat, dem Pharynx.

2. Ein langer dünner Ösophagus führt von Mund oder Pharynx nach dem Abdomen des Tieres. Hier zeigt er in der Regel Erweiterungen.

3. Die Erweiterungen des Schlundhinterendes treten z. B. als muskulöses Vorverdauungsorgan, als Kropf (Ingluvies, jabot der Franzosen) auf, der je nach Lebensweise große Verschiedenheiten zeigt. Bei den sozialen Hymenopteren wird er zum sozialen Magen (Honigmagen der Biene). Zwischen Kropf und Mitteldarm kann sich noch ein, in besonderer Weise chitinisierter kurzer Teil einschalten, den man Kaumagen (aber auch Vormagen, Proventriculus „gésier") genannt hat. Speicheldrüsen fehlen nur selten; sie sind ebenfalls, was Bau, Zahl (1—3 und mehr Paare), Anordnung und Leistung betrifft, bei verschiedenen Arten sehr verschieden. Von einfachen Drüsenzellen des Ösophagus bis zu kompliziert massigen, drüsigen Gebilden, werden wir sie kennen lernen.

Die biologischen Typen, die uns beschäftigen sollen, unterscheiden sich der Hauptsache nach durch die Art, wie bei ihnen die Nahrung aufgenommen wird: 1. Es können von der Nahrung Stücke abgebissen werden (kauende Insekten). 2. Insekten, die zum Beißen befähigt sind, können nebenher noch das Vermögen besitzen (kleine) Flüssigkeitsmengen aufzunehmen: man spricht dann von „Lecken", obwohl es sich in vielen Fällen eigentlich um Saugen handelt. 3. Wieder andere können sich völlig auf das Aufsaugen von Flüssigkeiten beschränken und endlich 4. kann sich das Saugen mit dem Vermögen kombinieren, in das Medium, aus dem gesogen werden soll, Einstiche zu machen, sei es in einen Pflanzenteil oder (bei Ektoparasiten der Tiere) in tierische Gewebe. Nach diesen 4 Typen eingeteilt, wollen wir die Vorgänge im Vorderdarm kennen lernen.

Bau und Funktion des Vorderdarmes bei einigen Gruppen.

I. Beißende Insekten.

1. Die Mundwerkzeuge.

Als das Schema beißender Mundwerkzeuge betrachtet die vergleichende Anatomie diejenigen der Orthopteren z. B. von Periplaneta orientalis, der Küchenschabe.

Periplaneta orientalis[1]) (Fig. 225). Der Mund wird von zwei lippenartigen Gebilden eingefaßt, Ober- und Unterlippe, Labrum (lbr) und

[1]) Miall, L. C. and Alfred Denny, The Stucture and Life-History of the Cockroach (Periplaneta orientalis), London, Lovell Reeve & Co., Leeds R. Jackson, 1886.

Labium (mx_2). Daß das Labrum kein Extremitätenpaar, sondern eine Chitinfalte ist, wissen wir. Zwischen beiden befinden sich die, dem Kauakte dienenden Gebilde: Mandibeln (md) und erstes Maxillenpaar (mx_1).

Die Mandibeln (md) bilden eine starke Zange; jeder der beiden Zangenäste (= „Kauladen") besteht aus einem einzigen Glied, das am Kopfskelett des Insekts derart eingelenkt ist, daß eine zangenartige Bewegung möglich wird. Eine solche ist für alle beißenden Insekten charakteristisch.

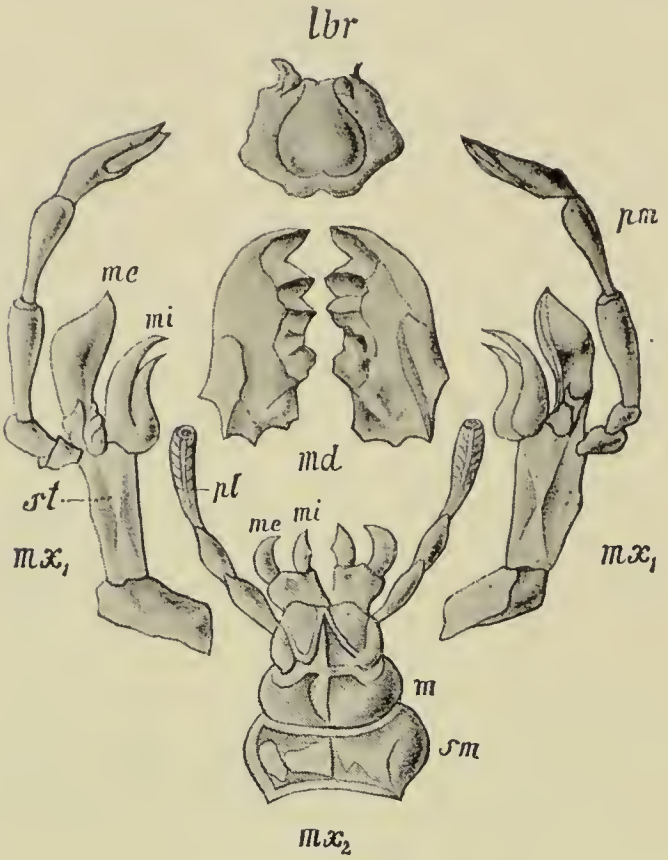


Fig. 225.

Mundteile von Periplaneta (Orthoptera). lbr Labrum (Oberlippe), md Mandibel, mx^1 vorderes Maxillenpaar, mx^2 hinteres Maxillenpaar = Unterlippe (Labium), st Stipes (Stamm), m Mentum, sm Submentum, mi und me innere und äußere Lade des 1. und 2. Maxillenpaares, pm Palpus maxillaris, Taster der vorderen Maxillen, pl Palpus labialis, Taster der hinteren Maxillen (nach Savigny aus Biedermann).

Die Zangenschneiden sind mit starken zahnartigen Vorsprüngen aus festem Chitin bewaffnet, die bei Kieferschluß ineinander greifen, wie die Zähne einer Pinzette. An der Spitze der Mandibeln sind diese Zähne spitz, nach der Einlenkungsstelle zu werden sie stumpfer, sie dienen hier offenbar eher zum Zerquetschen der Nahrung, während sie vorn mehr zum Abbeißen, Abkratzen bestimmt sind. Die Kiefer bewegen sich etwa je um einen Winkel von 30°. Sie sind hierzu mit mächtigen Beugemuskeln versehen (Schließmuskeln), die am Kopfskelett befestigt sind und sich naturgemäß innen an die Kiefer ansetzen, umgekehrt wie die schwächeren Strecker oder Öffner. (Es sind je zwei Schließer und ein Öffner vorhanden.)

Die vorderen Unterkiefer (erstes Maxillenpaar mx_1) liegen hinter den Mandibeln. Sie sind mehrgliedrig. Die beiden „Kauladen" sitzen hier je auf einem Basalstück, das seinerseits zweigliedrig ist und neben den Kauladen noch einen fünfgliedrigen Taster trägt. Die beiden Glieder des „Basalstücks" heißen (vom Kopf an) Angel (Cardo), und Schaft, (Stipes). Die Angel (Cardo) ist am Hinterkopf eingelenkt, es ist ein transversaler (in der Figur nicht mit Buchstaben versehener) Balken, er trägt den Schaft (st), der nach vorn steht. Die Kauladen stehen nebeneinander: wir unterscheiden äußere und innere Lade (Mala externa und interna, me und mi). Ich weise auf die Hakenform der Innenlade hin, die sich aus der Figur ergibt, außerdem ist (vor allem) die Innenlade mit einem Büschel starker Haare versehen, lauter Einrichtungen, die sie geeignet erscheinen lassen, die Bissen in den Mund zu schieben.

Die Unterlippe (Labium mx_2), ist ein längliches, vertikal gelagertes plattes Gebilde. Sie liegt unter dem Hinterkopf, doch ist sie schon am Chitinskelett des Halses befestigt. Der basale Teil dieses Extremitätenpaares ist, wie schon angedeutet, in der Medianlinie zu einem unpaaren Stücke verwachsen. Dieses zerfällt wiederum in zwei unvollkommen voneinander geschiedene Teile: der Anheftungsstelle zunächst das größere Submentum (sm) und dann (distal) das Mentum (m). Das Mentum trägt jederseits den Labialtaster (pl) und die beiden Kauladen (me und mi).

Vor der Unterlippe, in der Mundhöhle selbst, gewahren wir noch (in der Figur nicht zu sehen) eine Falte des Chitinbezugs der Mundhöhle, den Hypopharynx (die Zunge), der bei manchen Insekten ganz besondere Bedeutung erlangt. Diese Falte befindet sich da, wo die hintere Wand des Mundes in die obere Wand der Unterlippe übergeht.

Ganz nebenbei sei bemerkt, daß die Region der vorderen Mundwand, hinter (und über) der Oberlippe [1]) und gegenüber dem Hypopharynx, Epipharynx genannt wird. Bei den beißenden Insekten nur eine mäßige Konvexität, kann auch dieser Epipharynx bei anderen Insekten große Bedeutung gewinnen. Eine gute Übersicht über die Topographie der Teile gibt Fig. 226.

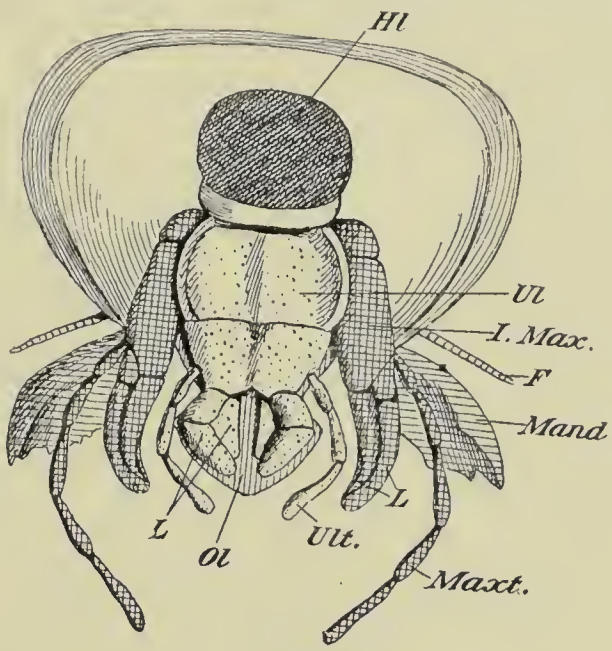


Fig. 226.

Kopf der Grille (Gryllus campestris L.) von hinten: mit beißenden Mundteilen. Hl Hinterhauptsloch, Ol Oberlippe, Mand. Mandibel, I. Max. vordere Maxille, Maxt. Maxillartaster, Ul Unterlippe, Ult. Lippentaster, L Kauladen, F Fühler; die Oberlippe ist senkrecht, die Mandibeln wagerecht, die I. Maxillen gekreuzt gestrichelt und die Unterlippe punktiert. (Nach Muhr aus Hesse-Doflein.)

Zum Verständnis der Vorgänge der Nahrungsaufnahme dürfte diese kurze Beschreibung der Mundwerkzeuge von Periplaneta genügen: wir vergessen nicht — auch wenn es nicht extra betont wird — für andere beißende Insekten gilt diese Beschreibung nur als Schema. Für weitere anatomische Einzelheiten sei auf die anatomische Literatur verwiesen [2]).

2. Die Nahrungsaufnahme der beißenden Insekten.

a) Fleischfresser und Omnivoren.

Nach allen Beobachtungen fällt die Hauptrolle bei der Nahrungsaufnahme Mandibeln und erstem Maxillenpaar zu. Allgemein glaube ich sagen zu können, daß das eigentliche Kauen fast ausschließlich Funktion

[1]) Die vordere Mundwand geht in die Oberlippe über, wie die hintere Mundwand in die Unterlippe.

[2]) z. B. Packard, A. S., A Textbook of Entomology, 1903.

der eingelenkigen Zangenbewegungen der Mandibeln ist, einer Bewegung, die wir für die Küchenschabe bei der anatomischen Beschreibung skizzierten. Die Maxillen, deren Anteil an der Bearbeitung der Nahrung nicht ganz ausgeschlossen werden kann [1]), scheinen mir hauptsächlich dazu zu dienen, alle Substanz, welche die Oberkiefer als Bissen oder sonstwie losgelöst haben, dem Munde zuzuführen. Mandibeln und Maxillen arbeiten genau alternierend (Plateau [2]) an Carabus): Wenn die Mandibeln sich öffnen, schließen sich die Maxillen und umgekehrt. Dabei ist die Bewegung der Unterkiefer ganz anders geartet als die der Oberkiefer; sie ist mindestens zweigelenkig, wobei keineswegs gesagt sein soll, daß das Gelenk Stipes-Kauladen bewegungslos verharrt. So beschreiben

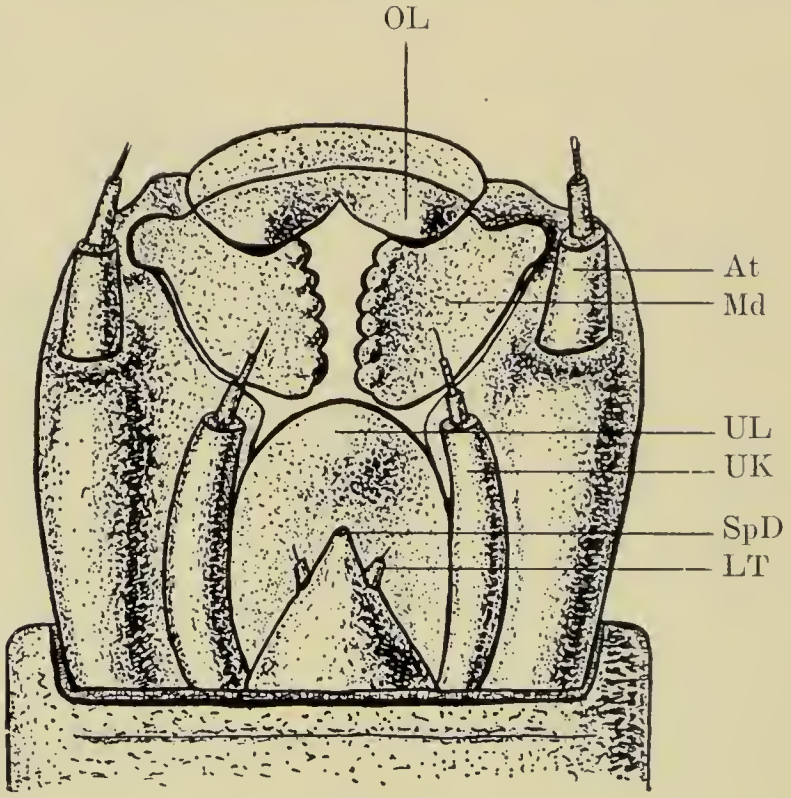


Fig. 227.

Schema der Mundwerkzeuge einer Raupe. OL Oberlippe, AT Antenne, MD Mandibel, UK Unterkiefer, UL Unterlippe, SpD Mündung der Spinndrüse, LT Lippentaster. (Unter Benutzung einer Figur von Verson und Quajat nach Jordan.)

die Spitzen der Maxillen etwa Kreislinien über eine Sehne, die von vorn außen, nach hinten innen verläuft, derartig, daß bei der Bewegung zum Munde hin, der Bogen über jener Sehne nach innen, der Medianebene des Tieres genähert, beschrieben wird. Es leuchtet ein, wie gerade durch solch eine Bewegung die maxillaren „Kauladen" alles ergreifen müssen, was sich eben noch zwischen den Mandibeln befand, und es zum Munde schieben müssen (Carabus auratus) [3]). Alle Bewegungen der Maxillen erkennt man am besten an den Maxillartastern, die, stets auf der Nahrung (Fleisch) liegend, passiv die Maxillenbewegung mitzumachen gezwungen

[1]) Meist sind die ersten Maxillen zum Kauen auch zu weich, wenn es auch Fälle gibt, in denen die Maxillenkauladen zum Kauen geeignet erscheinen. Zuweilen dienen sie auch zum Festhalten der Nahrung, von der die Mandibeln Stücke abbeißen.

[2]) Plateau, Félix, Mém. Acad. R. Belgique T. 41. 1875. Mém. 2.

[3]) Jordan, H., Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 85.

sind. Der Schluß, daß dieses dauernde Betasten des Fleisches beweise, die Maxillartaster seien eine Art Geschmacksorgan, trifft sicherlich nicht zu[1]; vorderhand werden wir die Taster als das auffassen, was ihr Name besagt: Ein Organ des mechanischen (Tast-) Sinnes.

b) Die Nahrungsaufnahme bei Blattfressern. Beispiel: die Raupe von Bombyx mori (Seidenraupe)[2].

Wie Fig. 228 zeigt, fressen unsere Raupen stets am Rande des Blattes, das sie mit den vorderen Beinen festzuhalten pflegen. Der Kopf mit einem Teile des Vorderkörpers beschreibt halbkreisförmige Bewegungen, je einen recht regelmäßigen Halbkreis in den Blattrand fressend: Schicht um Schicht konzentrisch abweidend, dringt der Kopf — von oben nach unten fressend, von unten nach oben „leerlaufend" und den Ausgangspunkt wiedergewinnend — weiter und weiter in das Blatt vor. Die Mandibeln schneiden nicht eigentlich: sie packen ein Stück Blattrand, dann wird der ganze Kopf ein Stückchen zurückgezogen, und dadurch das zwischen den Kiefern geklemmte Stück abgerissen, so wie eine weidende Kuh das Gras abreißt. Das Zurückziehen des Kopfes würde an sich nicht zum Ziele führen; der Blattrand würde jeweils mitgezogen werden und das geklemmte Stück sich nicht ablösen. Hier treten nun Oberlippe (OL) und Unterlippe (UL) in Tätigkeit (siehe neben Fig. 228 auch Fig. 227).

Ihre Bewegungsrichtung ist etwa senkrecht zur Längsachse der Raupe, d. h. vom Munde aus senkrecht nach unten (ventral, etwa wie wir die Zunge gerade herausstrecken). Dabei erfolgt jeweilig solch ein Vorstoß genau dann, wenn der Kopf nach Mandibelschluß sich zurückzieht. Da nun beide Lippen auf dem Blattrand sich aufstützen, so drücken sie ihn von dem, zwischen den Mandibeln eingeklemmten Stücke ab: diese muß losgerissen werden. Es ist schön zu sehen, mit welcher Präzision dieser Apparat arbeitet, gleich der Kolbenstange einer Dampfmaschine zwischen zwei Steuerungsstangen. Und obwohl der Kopf mit den Mandibeln Stück für Stück mit Windeseile aus dem Blattrand zupft, so rührt sich das (z. B. lose auf dem Tisch liegende) Blatt nicht vom Flecke. Die Oberlippe ist, wie die Fig. 227 zeigt, mit einem Einschnitt in der Mitte versehen; in diesen Einschnitt paßt der Blattrand. Ähnliches finden wir bei der Unterlippe. Der Blattrand stützt sich auf den mit UL bezeichneten weichen Wulst[3], während die beiden Unterkiefer UK ein Abrutschen verhindern. So wird einmal vermieden, daß das Blatt bei der geschilderten Funktion der beiden „Lippen" von diesen abrutscht; zugleich aber leisten die beiden Organe hierdurch der Nahrungsaufnahme einen neuen Dienst: In den beiden Ein-

[1]) Plateau, Bull. Soc. Zool. France T. 10. 1885 (Exstirpation der Labial- und Maxillartaster ohne Einfluß auf Nahrungswahl und -Aufnahme. Ebenso Miall und Denny, l. c. S. 46. Nagel, W. A., Biol. Zentralbl. Bd. 14, 1894. S. 547 (Bibliotheca zoologica 1894, H. 18). Der Geruchsinn hat in den meisten Fällen seinen Sitz in den Fühlern, seltener in den Tastern, in letzterem Falle dann meistens zum Beriechen aus nächster Nähe („Riechtasten") dienend.

[2]) Graber, Vitus, Die Insekten. München, Oldenbourg, 1877, Bd. 1, hauptsächlich S. 128, 135, Bd. 2, S. 221; Verson, E. ed E. Quajat, Il filugello e l'arte sericola. Padova, Verona, fratelli Drucker 1896. Bezüglich der Bezeichnung der Mundwerkzeuge muß ich mich ganz auf diese drei Autoren berufen. Die Physiologie hauptsächlich nach Jordan, H., Biol. Centralbl. Bd. 30, 1911, S. 111.

[3]) Also nach Verson und Quajat ein Teil der Unterlippe.

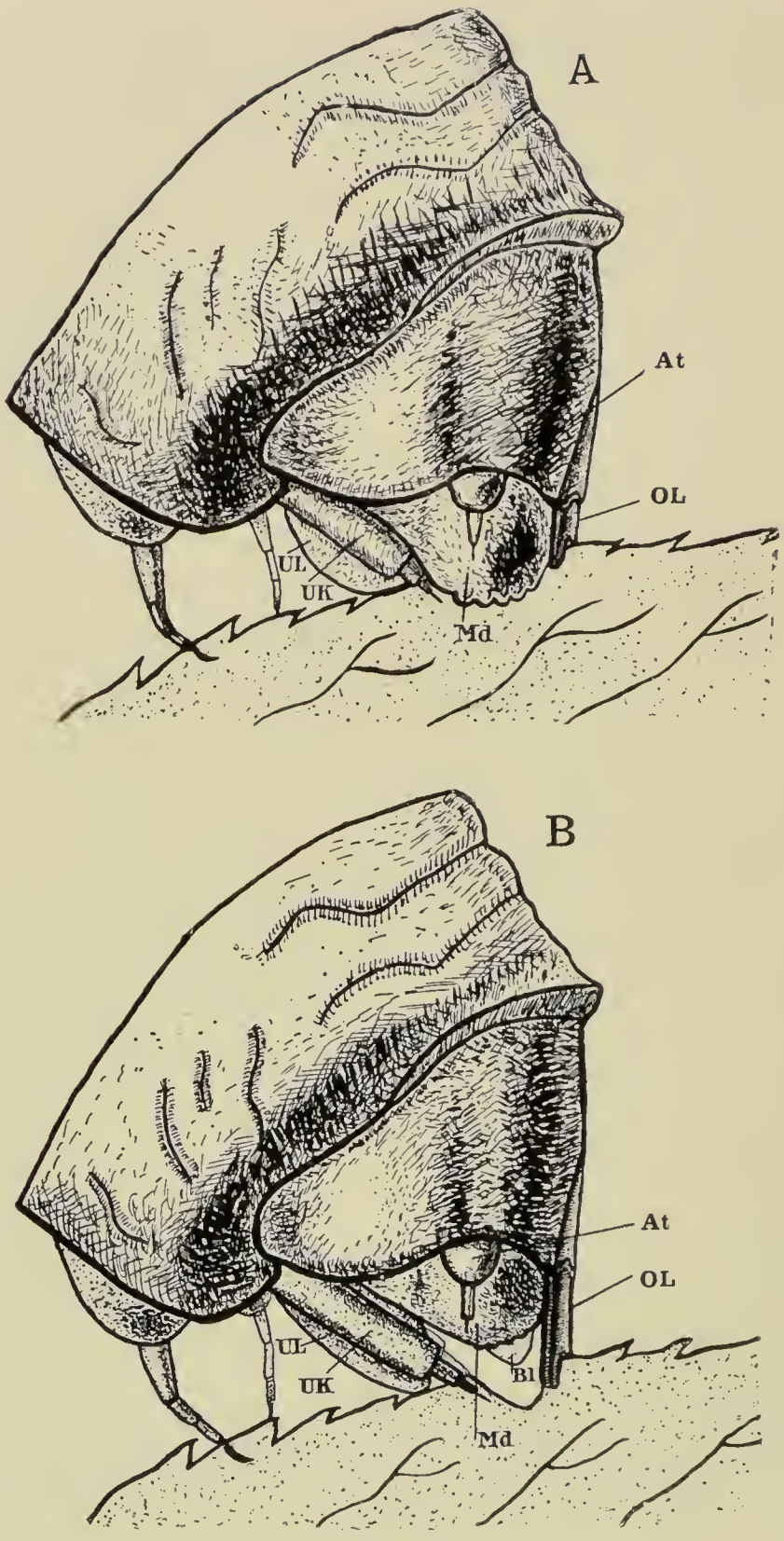


Fig. 228.

Schema der Wirkungsweise der Mundwerkzeuge einer (Seiden-) Raupe. A. Unterlippe UL und Oberlippe OL sind eingezogen, die Mandibeln Md geöffnet, sie packen ein Stück des Blattrandes. B. Der Kopf ist zurückgezogen, und nach Maßgabe dieser Bewegung sind Unter- und Oberlippe vorgestoßen worden, so daß sie den Blattrand verhindern mit dem Kopfe zu gehen. Die Mandibeln hatten sich geschlossen. Das Blattstück (Bl), das sie gepackt hatten, wird durch die Rückziehbewegung des Kopfes von dem, durch die Lippen in seiner Lage fixierten Blattrande abgerissen. — UK Unterkiefer (verhindern ein Abgleiten des Blattes von der Unterlippe). At Antenne. Um das abgebissene Blattstück sichtbar zu machen, ist es gezeichnet, als rage es über die Mandibeln hinaus. Die Oberlippe ist zur Verdeutlichung des Vorstoßes zu lang gezeichnet (nach Jordan).

schnitten läuft das Blatt — bei den schnellen Halbkreisen, die der Raupenkopf beim Fressen ausführt — in sicherer Führung, wie in einer Nute; trotz aller Eile treffen daher die Mandibeln stets den erwünschten Rand. So wird es auch verständlich, daß die Raupen so große Schwierigkeit haben, ein Blatt in der Mitte anzufressen. Ist dies aber einmal gelungen, haben sie in die Mitte der Blattspreite ein Loch gefressen, so wird von da an der Rand des Loches gleich dem Blattrande behandelt.

3. Das Kauvermögen der Mandibeln.

a) Mandibeln, die nicht zum Kauen dienen. Es gibt eine Reihe von Insekten, deren Mundteile zwar nach dem Schema gebaut sind, das wir für beißende Insekten kennen lernten, die sie aber trotzdem zum Kauen gar nicht verwenden. Man denke an das Geweih des Hirschkäfers, der von Baumsäften lebend, gar nicht in die Lage kommt zu kauen [1]). Wir hörten ferner, daß die Soldaten von Calotermes ihre großen, als Waffe dienenden Mandibeln, so wenig zum Kauen des Holzes zu brauchen vermögen, daß sie auf die Fütterung durch die Arbeiter angewiesen sind. Aber selbst die ihnen verfütterten Fäzes kauen sie nur langsam und mit Mühe (Grassi e Sandias, costituzione e sviluppo delle società dei Termitidi. Catania 1893 [2]). Ähnlich ist es bei den Ameisen, die nun allerdings gar keine eigentlich beißenden Insekten sind, deren Mandibeln man aber beißende Funktion zusprach, da der gerade Vorderrand der Ameisenmandibeln gewöhnlich mit Zähnen besetzt ist („Kaurand", Fig. 229 A, K). Allein diese Funktion besitzen sie gar nicht (Escherich)[3]). Es sind viel eher Organe zum Ergreifen und Zerreissen der Beutetiere, zum Transport der Brut, des Baumateriales, zum Graben und Mauern; dann sind es Waffen. Fehlt der „Kaurand", so sind die Funktionen der Kiefer beschränkter, sie dienen nur mehr als Waffe oder Transportorgane. Die Träger solcher glatter („sichel"- oder „hakenförmiger", oder „linearer") Mandibeln sind dann auch meist unselbständig, auf die Fütterung durch Sklaven angewiesen. Dies gilt, wie wir hörten, für die Amazone (Polyergus), deren „Sichel" (Fig. 229 B) im wesentlichen eine furchtbare Waffe zum Durchbohren des Kopfes feindlicher Ameisen ist und

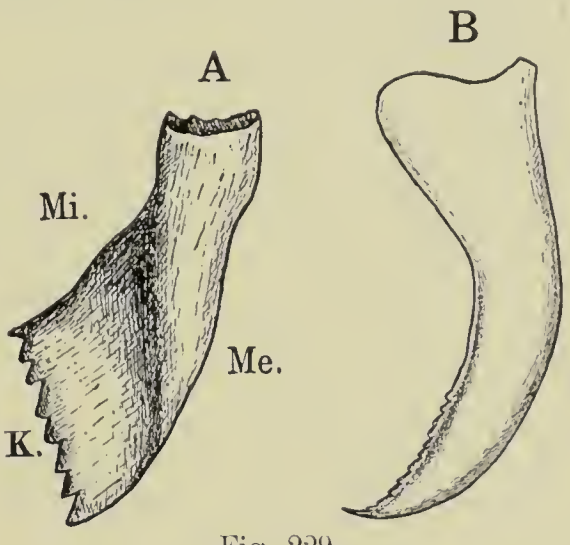


Fig. 229.

A Mandibel mit Kaurand (von Formica sanguinea Ltr). Me Außenrand, Mi Innenrand, K Kaurand (nach Forel aus Escherich). B Sichelförmige Mandibel, ohne Kaurand, von Polyergus rufescens (nach Wasmann aus Escherich).

[1]) Die Endglieder der ersten Maxillen des Hirschkäfers sind verlängert und durch lange dichte Behaarung in Pinsel verwandelt, mit denen die Säfte geleckt werden.

[2]) Die „normalen Soldaten" von Termes bilicosus können sogar den Menschen empfindlich verletzen (Escherich, Die Termiten. Leipzig, Klinkhardt, 1909).

[3]) Escherich, K., Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig, F. Vieweg & Sohn, 1906.

zugleich zum Transport der geraubten Sklavenbrut dient. (Siehe auch Fig. 230, eine Mandibel des Sandlaufkäfers (Cicindela), die zum Fang und Verletzen der Beute dient.) Die Mandibeln der Blattschneideameisen greifen scherenartig übereinander und eignen sich in hervorragender Weise zum Zerschneiden der Blätter.

Fig. 230.

Oberkiefer (Mandibel) des Sandlaufkäfers (n. Hesse-Doflein).

b) Mandibeln, die zum Kauen benützt werden. Wo die Mandibeln nun wirklich keinem Nebenzwecke, sondern in allererster Linie zum Kauen dienen, da zeigen sie sehr häufig eine hierzu äußerst zweckmäßige Gestalt. Dies gilt, wie wir sahen, für Allesfresser (Küchenschabe) und Fleischfresser. Dies gilt aber eigentlich noch mehr für die Pflanzenfresser, im besonderen für die Holzfresser. Die Borkenkäfer haben „meißelartige" Mandibeln. Die Holzläuse (z. B. die Gattungen Psocus, Philotarsus, Fig. 231 b, c, das sind Orthopteren, die mit den Termiten verwandt sind) haben an der Basis der meißelartigen Oberkiefer, einander übergreifende, zierlich ge-

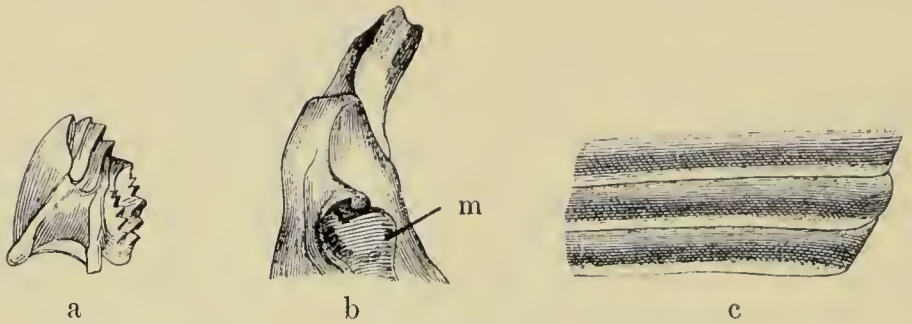


Fig. 231.

a Oberkiefer einer Heusehrecke (Pneumiora variolosa). b Oberkiefer einer Holzlaus (Philotarsus flavieeps), von der Innenseite gesehen. m die gerippte Mahlfläehe. c ein Teil der Mahlfläehe, stark vergrößert (naeh Kolbe aus Biedermann).

rippte Mahlflächen[1]) (m und Fig. c). Die Insekten, welche Blätter fressen, haben z. T. Kiefer, die an die Backenzähne pflanzenfressender Säugetiere erinnern, mit breiten feilenartig ausgeschnittenen Kauflächen (Heuschrecken, Fig. 231 a Pneumiora variolosa). Anders wieder, aber nicht minder zweckmäßig, beim Maikäfer Fig. 232: „Jede Mandibel hat hier die Form einer dreiseitigen Pyramide. Die nach innen gedrehte Kante hat einen schneidenden, eingekerbten Vorderrand und trägt auf ihrem Hinterrande ein rundes Schild, welches gegen dasjenige des gegenüberstehenden Kiefers reibt"[1]).

Fig. 232.

Oberkiefer (Mandibel) des Maikäfers (nach Hesse-Doflein).

c) Zuweilen dienen die Mandibeln, ohne zum Kauen geeignet zu sein, doch der Nahrungsaufnahme, z. B.: „Die Oberkiefer des pollenfressenden Rosenkäfers (Cetonia)

[1]) Dieser Absehnitt naeh Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin, Dümmler, 1893, S. 205; Graber, Vitus, Die Insekten. Münehen, Oldenbourg, 1877, Bd. 1, S. 128 und Biedermann, vergl. Physiologie.

sind zu bürstenartigen Gebilden umgewandelt und führen den Pollen dem Munde zu" (Hesse [1]), S. 287).

d) Die Leistungsfähigkeit der Mandibeln. Die Leistungsfähigkeit der Kiefer mancher Insekten ist staunenswert, was schon diejenigen Insekten zeigen, die trockenes Holz zu fressen vermögen, wie die Arbeiter der meisten Termitiden, denen „außer Stein und Eisen" nichts zu widerstehen vermag. „Der große Lederlaufkäfer (Procrustes) beißt starke Schneckenschalen durch, um des Weichkörpers habhaft zu werden. Die Larven des Heldbocks (Cerambyx cerdo L) fressen Gänge durch das Eichenholz; ja die Holzwespen (Sirex), die in verarbeiteten Fichtenbalken verpuppt lagen, vermögen sogar dicke Bleiplatten zu durchnagen, die ihnen den Ausgang der Puppenwiege [2]) ins Freie verwehren" (Hesse, l. c. S. 288). Derartige Formen verfügen naturgemäß auch über eine sehr starke Kiefermuskulatur, und um dieser zur Anheftung zu dienen, über ein starkes Kopfskelett (man denke an die Größe des Kopfes von Insekten, die harte Substanzen nagen etc., vor allem auch an die Soldaten der Termiten). Wenden wir uns zu Formen mit weniger eigenartiger Nahrung: Als gute Kauer bezeichnet Plateau Libellula conspurcata und Aechna grandis. Er findet in ihrem Kropfe eine schwärzliche Masse, die aus sehr fein zerkauten Insektenstückchen besteht, von denen bei L. conspurc. die größten nicht mehr als $^1/_{10}$ mm größter Ausdehnung besitzen. Die pflanzenfressenden Acridier und Locustiden zerkauen Blätter zu regelmäßigen Streifen. Auch unter den Käfern finden sich solche, die z. B. Rindfleisch recht gut zu kauen vermögen. Ich beobachtete das bei Pterostichus niger.

Die Regel jedoch scheint zu sein, daß das Kauvermögen der Insekten, besonders zähweichen Stoffen, wie Fleisch gegenüber, ziemlich beschränkt ist.

Plateau [3]) öffnet Individuen der Gattung Dytiscus und findet im Kropf Stücke von 1—2 mm in jeder Richtung. Man darf eben die Mandibelwirkung nicht mit derjenigen unserer Zähne vergleichen, weder sind die Schneiden so zweckmäßig, noch die Hebelverhältnisse so günstig.

e) Einrichtungen, durch die das mangelhafte Kauvermögen der Mandibeln ausgeglichen wird. Ich [4]) beobachtete die Nahrungsaufnahme bei Carabus auratus und fand, daß seine Mandibeln gar nicht imstande sind, von einem weichen Stück Kalbfleisch Bissen abzubeißen. Regenwürmer (ein normales Beutetier des genannten Käfers) werden mit der in Frage stehenden Zange gepackt und langsam reißt das Opfer an der zusammengedrückten Stelle durch, wobei offenbar die heftigen Bewegungen des Regenwurms an dem Zerreißen ebensoviel Anteil haben, wie der Druck der Zangen. Von einem Zerschneiden unterscheidet sich dieser Vorgang schon durch seine lange Dauer. Gleiches gilt für manche andere Carabiden (z. B. Calosoma sycophanta) und für Carabidenlarven. Andererseits ist aber der Ösophagus unserer Käfer sehr eng, setzt also ein feines Zerkleinern der Nahrung voraus.

[1]) Hesse, R. und Fr. Doflein, Tierbau und Tierleben I. Leipzig-Berlin, B. G. Teubner, 1910.

[2]) Die Höhlung, die die Larve ins Holz gefressen hat, um sich darin zu verpuppen. Siehe auch Stäheli, G., Kosmos 1911, S. 262. Durchnagen von Metallteilen durch Sirex gigas, z. B. Bleiplatten von 4 mm Dicke.

[3]) Plateau, Mém. Acad. R. Belgique T. 41, 1875, Mém. 2.

[4]) Jordan, Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 85.

Dem allem zur Folge finden wir bei vielen Käfern diejenige Einrichtung, die wohl stets da nachzuweisen ist, wo die, einem Tiere gebotenen mechanischen Mittel der Nahrungsaufnahme nicht hinreichen: Es findet „Außenverdauung" statt.

α) „Außenverdauung" bei Käfern, Käferlarven und bei Insekten überhaupt. αα) Bei Carabus auratus (s. Fußn. 4 S. 541) sind diese Verhältnisse am einfachsten. Wir füttern ihn mit weichem Fleisch: Er versenkt den Kopf in das Fleisch, sich mit den Mandibeln den Weg bahnend. In die, dergestalt entstandene Vertiefung wird nun ein brauner Saft gespieen, der nichts anderes ist als der Mitteldarmsaft des Käfers. Darauf beginnen die Mundwerkzeuge ihr rhythmisches Spiel. Zwischen den Mandibeln befindet sich ein mit Darmsaft getränkter Fleischzipfel, der von den Kiefern gehörig geknetet wird, ohne daß jedoch hierbei auch nur ein Atom abgeschnitten würde. In Wirklichkeit nämlich unterstützt die Kieferbewegung nur die chemische Wirkung [1]) des verdauenden Saftes, beide vereint lösen das Fleisch, also noch vollkommen außerhalb des Mundes. Die aus dem Fleischzipfel ausgedrückte breiige Lösung wird durch die beschriebene Maxillenbewegung, über das Fleisch weg, dem Munde zugescharrt.

Öffnet man ein Tier unmittelbar nachdem es ein großes Stück Fleisch fast vollkommen in sich aufgenommen hat [2]), so findet man im Ösophagus und vor allem im Kropf kein Stückchen Fleisch, sondern lediglich eine beträchtliche Menge einer zähflüssigen gelbbraunen Flüssigkeit. Einige wenige durchaus isolierte Muskelfasern (bei starker Vergrößerung sichtbar) beweisen uns zum Überfluß, daß wir es hier mit dem Lösungsprodukt des Fleisches zu tun haben. Reaktionen machen es wahrscheinlich, daß uns die ersten Verdauungsstadien des Eiweißes vorliegen, doch müßten die Versuche mit viel größeren Mengen wiederholt werden, um hierüber Genaueres festzustellen. Das Fett des Fleisches kann man unter dem Mikroskop als mehr oder weniger große Tröpfchen nachweisen. — Regenwürmer werden nach ihrer Durchtrennung von der Wunde her in der gleichen Weise durch Außenverdauung aufgenommen wie etwa Rindfleisch. So wird es verständlich, daß der Käfer trotz geringer Schneidekraft der Mandibeln und trotz Enge der Speiseröhre verhältnismäßig hartes Fleisch aufzunehmen vermag [3]). Ähnliches findet sicherlich bei Calosoma sycophanta und wohl noch bei anderen Käfern statt.

J. H. Fabre [4]) wies nach, daß die Larven von Calliphora vomitoria, deren Mandibeln sie nicht zum Fleischkauen befähigen, das Fleisch (etc.), auf dem sie leben, außerhalb ihres Körpers schon andauen. Hielt Fabre mehrere Larven auf geronnenem Eiereiweiß, so ging dieses nach einigen Tagen völlig in Lösung. Fleisch wird, wie durch den Saft unseres Carabus, in eine breiige Masse verwandelt, Fett wird nicht angedaut. Wo das Ferment herkommt, wurde nicht bestimmt [5]).

---

[1]) An dem mit braunem Saft bespieenen, aber von den Kiefern noch nicht gekneteten Fleisch ist die verdauende Wirkung des Saftes nach einiger Zeit leicht nachzuweisen (Lösung der Fleischfasern, später Tyrosindrusenbildung).

[2]) In einem Falle ein Stück Rindfleisch von 1 cm Länge und ½ cm Dicke innerhalb 3 Stunden 15 Minuten.

[3]) Zähes Rindfleisch verläßt der Käfer gelegentlich.

[4]) Fabre, Souvenirs entomologiques. Paris, Delagrave, 1907, Sér. 10, p. 241.

[5]) Möglicherweise kommt als Bildner dieses Ferments ein Paar großer Speicheldrüsen in Frage, dessen Bedeutung (allgemein bei Muscidenlarven) sonst schwer verständlich wäre, da sich doch alle diese Tiere nur von flüssigen Stoffen nähren (vgl. Weißmann, Aug., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 14, 1864); Weinland, Zeitschr. Biol. Bd. 51, 1908, schreibt dem Sekret der Drüsen von Calliphoralarven proteolytische Wir-

$\beta\beta$) Saugzangen. Auch bei Wasserinsekten gibt es Außenverdauung. Doch müssen die Tiere, die sich ihrer bedienen, noch mit besonderen Organen versehen sein, da ein Ausspucken von Saft auf die Beute nutzlos wäre: der Saft würde vom Wasser weggeschwemmt werden. Das bekannteste Beispiel dieser Art ist die Larve von Dytiscus (marginalis). Die Mandibeln dieser Larven stellen eine Zange dar, die aus zwei scharfspitzen, nach innen gebogenen Haken besteht. In der Nähe der Spitzen mündet je eine Rinne, die praktisch zu einem Kanal geschlossen erscheint. Die Mandibeln haben hier also eine Einrichtung wie der Giftzahn mancher Giftschlangen. Da, wo die Kiefer sich an den Kopf ansetzen, steht dieser Kanal mit dem Vorderdarm in Verbindung. Diese Verbindung wies schon Plateau[1]) dadurch nach, daß er den Tieren Farblösungen in den Ösophagus spritzte. Er sah dann — dem Ösophagus entsprechend — eine mediane Flüssigkeitssäule, bis zur Unterlippe reichen, von der aus zwei Seitenäste unmittelbar in die Zangenkanäle führten[2]). Nur durch die Zangenkanäle kann Nahrung in den Darm gelangen, da der Mund als direkte Verbindung zwischen Außenwelt und Ösophagus nicht in Betracht kommt. Er ist derart verengt und verdeckt, daß er mit bloßem Auge nicht sichtbar ist. Die äußerst gefräßige Dytiscuslarve schnappt mit den Zangenmandibeln ziemlich nach allem, was sich in ihrem Bereiche bewegt. Hat die Larve hierbei ein geeignetes Tier gepackt (Insekten, Spinnen, junge Fische, Kaulquappen und Salamander kommen in Betracht), so dringen die Haken in den Leib der Beute (Fig. 215 unten); zur Kanalmündung tritt ein Tropfen aus, der, wie oben gesagt, vorab eine heftige Giftwirkung entfaltet: Eine von der Larve gefangene Fliege — auch wenn man sie bald befreit — wird schon nach kurzer Zeit völlig bewegungslos, was durch eine entsprechende mechanische Verletzung nicht erreicht werden kann. Der Giftwirkung folgt Fermentwirkung, die gleich jener zuerst von Nagel[3]) nachgewiesen wurde. Ich[4]) nahm einer Dytiscuslarve ein verfüttertes Stück Kalbfleisch, unmittelbar nach Übertritt des braunen Saftes aus dem Hakenpaar in das Fleisch, wieder ab und ließ es einige Zeit ($\frac{1}{2}$ Stunde etwa) stehen. Mikroskopisch ergab sich eine fast völlige Verdauung der eigentlichen Muskelfasersubstanz, wie im gleichen Versuche bei Carabus. Die lösende Wirkung des Saftes wird auch bei unserer Larve durch unaufhörliche Bewegung des Hakenpaares unterstützt. Der Saft selbst dürfte nichts anderes sein als das Mitteldarmsekret der Larve, und kein Speichel, wie Nagel meint, schon weil keinerlei Speicheldrüsen vorhanden sind[5]). Neuerdings weist Portier[6]) nach, daß ein trypsinartiges Ferment hierbei im Spiele ist.

kung zu. Weinland (Bd. 47, 1906, S. 232) fand übrigens auch, daß der Kot der Tiere ein proteolytisches Ferment enthält, möglicherweise ist ihm ganz allein die von Fabre und Biedermann beobachtete Verflüssigung des Nährsubstrates zuzuschreiben. Biedermann (Handb. vergl. Physiol., herausg. v. Winterstein, Bd. 2, Hälfte 1, S. 834) hat Fabres Versuch mit ähnlichem Erfolg nachgemacht. Nach ihm wäre jedoch auch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß das Ferment von Bakterien stammt.

[1]) Plateau, Mém. Acad. R. Belgique T. 41, 1875, Mém. 2.

[2]) Beim fressenden Tiere sieht man all dies auch ohne vorherige Injektion.

[3]) Nagel, W. A., Biol. Zentralbl. Bd. 16, 1896, S. 51.

[4]) Jordan, Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 85.

[5]) Vgl. Hesse, R. (und Fr. Doflein), Tierbau und Tierleben. Leipzig, Berlin, B. G. Teubner, 1910, I, S. 295; Plateau, F., Mém. Acad. R. Belgique T. 41, Mém. 2, 1875.

[6]) Portier, P., C. R. Soc. Biol. Paris T. 65, 1909, p. 343 und T. 66, 1910, p. 379.

Die im Innern der Beute in Lösung gehenden Substanzen werden nun durch die nämlichen Kieferkanäle, durch welche Gift und Ferment ausgestoßen wurden, eingesogen (vgl. Plateau, l. c.). So kommt es, daß von einem gefangenen Insekt schließlich fast nur die leere Chitinhülle übrigbleibt. Diese Art der Außenverdauung findet sich nicht ausschließlich bei den Dytiscidenlarven. Ähnliches wird von der Larve des Ameisenlöwen beschrieben, der nun freilich kein Wassertier ist, dafür aber von stark chitinisierter Beute vornehmlich lebt, deren Panzer erst durchbohrt werden muß, soll der Räuber zu den Weichteilen gelangen. Die Saugzange dieser Larven ist übrigens anders gebaut als bei den Dytiscidenlarven. Die Zangenhaken bestehen nach Nagel (l. c.) je aus Ober- und Unterkiefer, zwischen denen der Saugkanal eingeschlossen ist. Beide Teile sind durch eine „Führung" derart miteinander verbunden, daß sie sich nicht gegeneinander verschieben können. Der Mund der Larve erscheint derart zusammengedrückt, daß man früher meinte er sei durch eine Membran geschlossen [1]). Von den Opfern läßt unsere Larve nichts übrig als die Chitinhülle [2]).

$\gamma\gamma$) Vorverdauung in der „Reuse". Bei den Larven von Corethra (plumicornis) findet sich eine Einrichtung, die wir in diesem Zusammenhange erwähnen. Die Larve lebt im Wasser. Außenverdauung setzt, wie gesagt eine Einrichtung voraus, berufen das Wegschwemmen des Ferments zu vermeiden. So finden wir hier einen stark entwickelten Pharynx, der an seinem Übergang zum Ösophagus eine Anschwellung aufweist. Deren Chitinintima aber trägt eine Menge Borsten, die nach vorn, dem Munde zu konvergierend, mit ihren Spitzen alle größeren Körper am Übertritt in den Ösophagus hindern. Leydig hat diesen Apparat mit einer Fischreuse verglichen. Im Pharynx wird das Lösliche vom Unlöslichen abgedaut, während die Rückstände durch Umstülpung des Pharynx erbrochen werden. Weismann ist der Ansicht, daß das Ferment, dem die Pharynxverdauung zuzuschreiben ist, den Speicheldrüsen entstammt und daß der Mitteldarm, dem sekretorische Zellen fehlen, an der Fermentbereitung keinen Anteil hat [3]). Eine ähnliche Rolle, wie hier der Pharynx, soll bei Macrodytes der „Kaumagen" spielen. Auch aus ihm soll Unverdauliches erbrochen werden; Verdautes tritt in den Mitteldarm [4]).

β) Auch die Art, wie Raupen (Seidenraupen) Stückchen vom Blattrande abreißen (siehe S. 537), kann als eine jener Einrichtungen ange-

---

[1]) Meinert, Ov. Danske Selsk. 1889, p. 43.

[2]) Ganz ähnliche Verhältnisse scheinen bei den Larven von Lampyris vorzuliegen. Diese Tiere leben von Schnecken (Heliciden), die viel größer sind als sie selbst. Sie setzen sich auf der Schneckenschale fest, warten, bis die Schnecke herauskommt und versetzen ihr dann mit den Mandibeln mehrere Bisse in die Augententakeln. Die Schnecke erscheint bald gelähmt, der Tod tritt nach 4—8 Stunden ein. Auch diese Tiere haben Mandibeln, die von einem Kanal durchbohrt sind. Der Kanal mündet vorn an der Spitze und steht hinten mit dem Vorderdarm in Verbindung. Man wird annehmen dürfen, daß auch dieser Kanal dazu dient, zunächst Gift, dann verdauende Fermente in die Beute zu leiten; später aber die Verdauungsprodukte in das Innere der Larve überzuführen. (Vogel, R., Zool. Anz., Bd. 39, 1912, S. 515.

[3]) Leydig, F., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 3, 1851; Weißmann, A., ibid. Bd. 16, 1866. Mit obigem sind die Beispiele für Insekten mit Außenverdauung keineswegs erschöpft. Hingegen konnte ich zeigen, daß bei Insekten, die Fleisch zerkauen (Pterostichus niger) auf das Fleisch kein Ferment gespieen wird.

[4]) Ramme, W., Zool. Anz. Bd. 38, 1911, S. 333. Siehe auch Portier Arch. Zool. expér. (5) T. 7, 1911, p. 89.

sehen werden, durch welche das mangelhafte Schneidevermögen der Mandibeln ausgeglichen wird. Daß Kiefernspinnerraupen Kiefernnadel recht wohl zu zerbeißen vermögen, beweist, daß die Mandibeln vornehmlich gegenüber zähweichen Substanzen versagen.

4. Speicheldrüsen der kauenden Insekten.

a) Allgemeines über den **Bau** der Drüsen.

Bei allen Insekten sind Speicheldrüsen in mannigfachster Form sehr verbreitet. Auch bei den uns hier beschäftigenden Kauinsekten dürfen wir annehmen, daß das Vorkommen und die Art der Speicheldrüsen wesentlich von der Nahrung abhängt. Speicheldrüsen mit stärkeverdauendem Sekret, also vielleicht den Grundtyp der Speicheldrüse überhaupt, werden wir nur bei Pflanzen- und Allesfressern zu erwarten haben. Den Fleischfressern werden nicht selten Speicheldrüsen fehlen, doch besprachen wir schon

a b

Fig. 233.

Oryctes nasicornis. a Schnitt durch den Ösophagus mit den in der Wand eingelagerten einzelligen „Speicheldrüsen". b Eine einzelne „Speicheldrüsenzelle" mit intrazellulärem Ausführgang (nach Sirodot aus Biedermann).

zwei Fälle, in denen gerade Fleischfresser Speicheldrüsen haben, denen wir, wenn auch hypothetisch, einen eiweißverdauenden Saft zuschreiben mußten (Fleischfliegen- und Corethralarven).

α) Käfer. In der Tat aber gibt es eine Reihe von räuberischen Käfern, bei denen noch keinerlei Speicheldrüsen nachgewiesen werden konnten: Carabiden und Dytisciden[1]) und wohl noch andere.

Bei den ausgesprochen pflanzenfressenden Lamellicorniern fehlen komplizierte Drüsensysteme ebenfalls; doch werden sie hier durch einzellige Drüsen, mit eigenartigen intrazellulären Ausführgängen ersetzt, die sich in der Wand des Vorderdarms haben nachweisen lassen[2]) (Fig. 233). Immerhin gibt es auch Käfer mit wohl entwickelten schlauchförmigen Speicheldrüsen (Anophthalmus, Blapsidae[3]). Nach Gazagnaire (l. c.[1])) sollen zu den Speicheldrüsen noch die, nach seiner Überzeugung

[1]) Plateau, F., Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875; Gazagnaire, C. R. Acad. Sc. Paris T. 102, 1886, p. 772.

[2]) Sirodot, S., Ann. Sc. nat. Zool. (4) T. 10, 1858, p. 141 und p. 251 (bei Oryctes nasicornis, dem Maikäfer und Cetonia aurata). Ähnliche Drüsenzellen beschreibt Plateau bei Hydrophiliden, aber auch bei Locustiden und Aeridiern (Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875, Mém. 2, p. 49 und p. 67). Mingazzini, P., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 9, 1889/90, S. 1.

[3]) Packard, Textbook of Entomology, l. c. p. 334.

auch bei Käfern allgemein verbreiteten einzelligen Drüsen der Mundhöhle zu rechnen sein, die bei den Hydrophiliden besonders entwickelt sind. Doch ist über die Bedeutung der Gebilde, die allein oder neben ösophagealen Drüsen vorkommen können, nichts bekannt.

β) Orthopteren. Sehr viel ansehnlicher sind die Speicheldrüsen bei den Orthopteren, z. B. bei der omnivoren Küchenschabe, Periplaneta orientalis [1]). Hier (wie bei den meisten Orthopteren) haben wir, neben den eigentlichen azinösen Drüsen, noch beiderseits eine große Blase, das Speichelreservoir, zu unterscheiden (Fig. 234). Die Ausführgänge

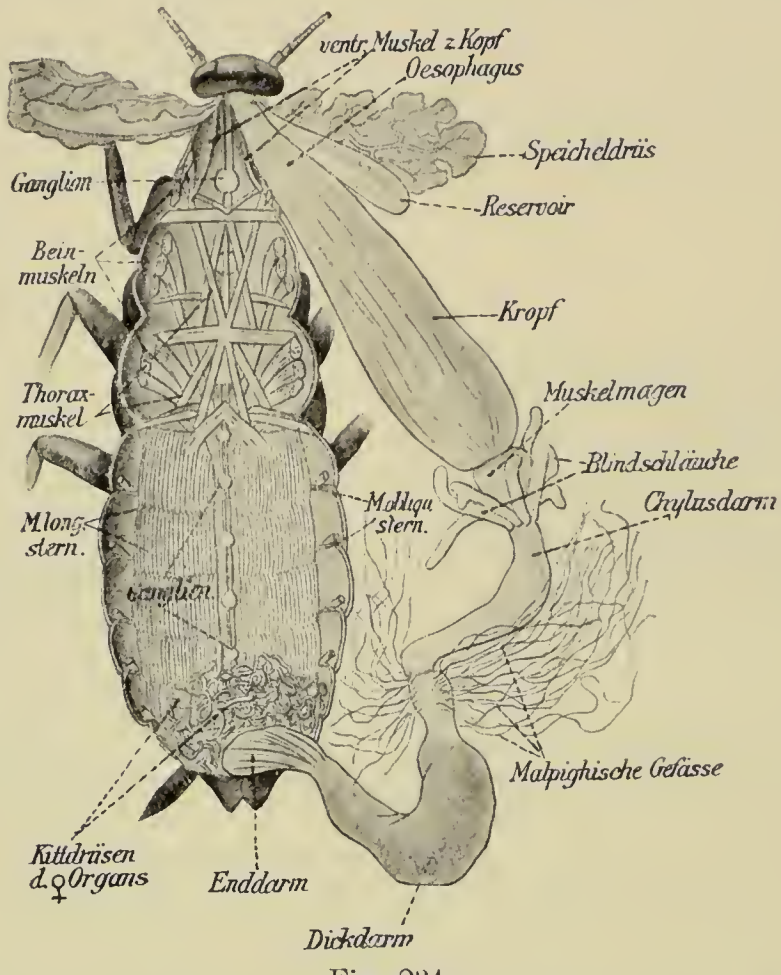


Fig. 234.

Periplaneta orientalis. Übersicht der inneren Anatomie eines männlichen Tieres (nach Cori und Hatschek aus Biedermann).

der rechten und linken Drüse nehmen zuerst den Gang eines kleinen akzessorischen Lappens [2]) auf und vereinigen sich dann. Das unpaare Sammelrohr mündet in den dickeren Ausführgang, welchen die Vereinigung der Gänge der beiden Reservoire bildet. Die Mündung ist, wie stets, in

---

[1]) Miall and Denny, The Cockroach London 1886, p. 127.

[2]) Bei manchen Orthopteren handelt es sich nicht nur um Hauptdrüse mit akzessorischem Lappen, sondern um zwei völlig getrennte Systeme: So erwähnt Plateau bei Locusta viridissima und Steteophyma grossum zwei Arten von Speicheldrüsen. Bordas (Bull. Soc. sc. Ouest Rennes T. 15, 1906, p. 1) beschreibt bei Mantis religiosa, neben der im Labium mündenden Hauptdrüse eine solche, die auf der Innenseite der Mandibeln mündet (auch bei Phyllium, einer Phasmide). Plateau jedoch untersucht beide Drüsenarten, der Kleinheit wegen, gemeinsam, und Bordas macht keine Angaben über die Physiologie. So werden wir auch die Drüsen bei den Orthopteren physiologisch als Einheit behandeln.

der Mundhöhle selbst, bei Periplaneta unterhalb des Hypopharynx, der hier zungenartig über der Unterlippe angebracht ist.

Bei manchen Orthopteren (z. B. den Locustiden und Acridiern) kommen nebenher einzellige Drüsen in der Vorderdarmwand (Ösophagus, Kropf) vor. Wir können sie mit den analogen Gebilden der Lamellicornier vergleichen. Ihre Bedeutung ist unbekannt. Bei Periplaneta fehlen diese Drüsen.

b) Die **Histologie** der Speichelabsonderung bei Periplaneta[1]). Ein Querschnitt durch einen Drüsenacinus bei Periplaneta orientalis zeigt zwei Zellarten. Zentral gelegen finden sich Zellen (Fig. 235 c), die in der Ruhe (Hunger) mit Granulis erfüllt sind, welche bei reichlichem Vorhandensein zu regelmäßigen, morulaartigen Kugeln zusammentreten können. Bei eintretender Sekretion lösen sich die Granula im Plasma der Zelle selbst auf, unter Vakuolenbildung. Die peripheren Zellen (R) sind in ihrem Innern mit eigenartigen „retortenförmigen Sekretkapseln" (r) versehen, in denen wir vielleicht intrazelluläre Ausführgänge zu erblicken haben. Hofer spricht diesen Zellen denn auch die Bedeutung zu, nicht sosehr selbst zu sezernieren, als das Sekret der Zentralzellen aufzunehmen und nach außen zu befördern.

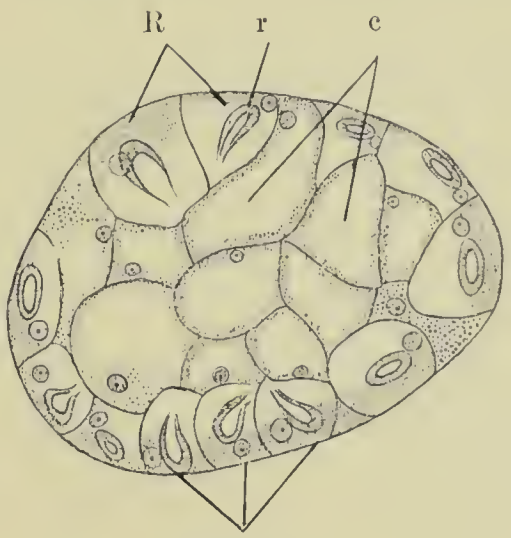


Fig. 235.

Periplaneta orientalis. Schnitt durch einen Acinus der Speicheldrüse. R „retortenhaltige" Zellen, c zentrale kapsellose Zellen, r eine „Sekretkapsel" (nach Hofer aus Biedermann).

Nur in den peripheren Zellen konnte Hofer das Eindringen von Nervenfasern nachweisen. Der Speichel tritt nun durch den oben beschriebenen, mit Verschluß versehenen Ausführgang in den Mund und kommt, veranlaßt durch die Freßbewegungen, mit der Nahrung in Berührung, noch während sie sich im Munde befindet.

c) Die **Physiologie** des Speichels (vornehmlich bei den Orthopteren). α) Die Reaktion: Nach Plateau[2]) ist die Reaktion des Speichels bei Periplaneta orientalis neutral, alkalisch bei P. americana. Jedenfalls soll der Speichel nie wirklich sauer sein. Auch bei Locusta viridissima ist er alkalisch.

β) Mucin. Sirodot[3]) untersucht den Speichel bei Gryllus und Gryllotalpa. Er findet in den Ausführgängen der Drüsen eine schleimige fadenziehende Flüssigkeit, welche durch Essigsäure gefällt werden kann.

Ob auch die einzelligen Drüsen in Ösophagus und Kropf ein mucinhaltiges Sekret liefern, erscheint Sirodot zweifelhaft (nicht mit Gl. submaxillaris zu analogisieren).

[1]) Kupffer, Über die Speicheldrüsen von Blatta orientalis und ihre Nerven. Beitr. Anat. Physiol. Festgabe für C. Ludwig. Leipzig 1875 (u. Biedermann) Knüppel, A., Wiegmanns Arch. Naturgesch., Jahrg. 52, 1887, S. 269; Hofer, Bruno, Nova Acta Kais. Leop.-Carol. deutsch. Akad. Naturf. Bd. 51, 1887.

[2]) Plateau, F., Bull. Acad. Belgique (2) T. 41, 1876, p. 1206.

[3]) Sirodot, Ann. Sc. nat. Zool. (4) T. 10, 1858, p. 141 (auf p. 178).

γ) Stärkeverdauung[1]). Jousset de Bellesme und Plateau wiesen im Speichel der Periplaneta ein stärkeverdauendes Ferment nach. Plateau setzt, zu je 2 ccm Stärkelösung mit Jodbeimischung, sei es den Extrakt einer Speicheldrüse von Periplaneta, oder einen Tropfen Menschenspeichel hinzu. Letzteres geschieht um den Wirkungsgrad beider Fermente miteinander zu vergleichen. Entfärbung findet durch Menschenspeichel in 5—6 Minuten, durch den Speichel von Periplaneta in 8 bis 9 Minuten statt. Setzt er Stärkelösung mit Drüsenextrakt (Periplaneta) in den Brutschrank bei 16—18°, so erhält er nach 3 Stunden die Zuckerprobe. Jousset de Bellesme, der mit den reinen Sekreten arbeitet, kommt zu gleichem Resultat. Er ist der Ansicht, daß die gesamte Stärkeverdauung durch den Speichel geleistet wird. Im Kropf soll der Speichel hauptsächlich zur Wirkung kommen (siehe Kropf).

Ähnlich liegen die Dinge auch bei anderen Orthopteren, so bei Locusta viridissima (Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1175, p. 65), wo der Speicheldrüsenextrakt aus Stärke in zwei Stunden bei 27° C nachweislich Glukose macht.

Speichel, der auf höhere Kohlehydrate einzuwirken vermag, finden wir auch bei anderen Insektengruppen. Bei den Bienen kommen wir noch darauf zurück. Dann bei den nicht ektoparasitisch an Tieren lebenden Hemipteren. Bei Aphrophora salicis weist Gruner[2]) das Vorhandensein einer Amylase im Extrakt der Speicheldrüse nach (Bildung von Maltose). Plateau aber (Mém. Acad. Belg., T. 41, 1875, p. 46) zeigt, daß auch bei den räuberischen Hemipteren, Nepa cinerea und Ranatra linearis, der Extrakt des azinösen Drüsenpaares Stärke verzuckert (bei Nepa schon in ½ Stunde). Das weiterhin vorhandene Paar schlauchförmiger Drüsen (entsprechend dem Reservoir, doch mit drüsiger Wand) muß hingegen eine andere Funktion haben[3]).

δ) Eiweiß- und Fettverdauung. Auf Eiweiß und Fett übt der Speichel von Periplaneta nach Plateau keine Wirkung aus[4]).

Daß hingegen dem Speichel von Fleischfliegenlarven und Corethralarven eiweißverdauende Eigenschaften zugesprochen werden, hörten wir.

ε) Anhangsweise ist darauf hinzuweisen, daß bei den Schmetterlingsraupen und manchen anderen Insektenlarven, die Munddrüsen als Spinndrüsen Verwendung finden[5]). Nur bei der Raupe von Cossus ligniperda

[1]) Plateau, Félix, Bull. Acad. Belgique (2) T. 41. 1876. p. 1206 (Periplaneta americana); C. R. Acad. Sc. Paris T. 83. 1876. p. 545; Jousset de Bellesme, Recherches expérimentales sur la digestion des Insectes et en particulier de la Blatte. Paris 1875; C. R. Acad. Sc. Paris T. 82, 1876, p. 97; (vgl. auch p. 340 und p. 461); Basch, Sam., Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Kl. Bd. 33, 1858, S. 234.

[2]) Gruner, Max, Zool. Anz. Bd. 23, 1900, S. 431.

[3]) Die Anatomie der Speicheldrüsen von Nepa cinerea ist ziemlich kompliziert. Ich verweise außer auf Packard auf Bordas, Anat. Anz. Bd. 26, 1905, S. 401; C. R. Soc. Biol. Paris T. 57, 1904, p. 667; ferner C. R. Acad. Sc. Paris T. 140, 1905, p. 595.

[4]) Der Angabe Basch's, daß der Speichel von Periplaneta, mit 1%iger Salzsäure versetzt, auch Fibrin auflöse, dürfte wohl keine Bedeutung beizumessen sein. Sie wurde neuerdings von Biedermann (Handbuch der vergl. Physiol. Bd. 2, Hälfte 1. S. 829) widerlegt. Auch er fand den Speichel alkalisch und den Drüsenextrakt auf Fibrin durchaus unwirksam.

[5]) Neuere Literatur über den Bau dieser Drüsen vgl. die Arbeiten von Bordas, C. R. Acad. Sc. Paris 1904, Sém. 2, T. 139, p. 1036, 1905 Sém., 2, T. 141, p. 690; C. R. Ass. Franç. Av. Sc. 1905, p. 532 u. a. m. Neben den Spinndrüsen kommen auch nicht veränderte „Speicheldrüsen" vor, über deren, zum Teil durchsichtiges und klares Sekret (vgl. Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875, Mém. 2, p. 84, Raupe von Liparis dispar) nichts bekannt ist.

ist ein Mundsekret bekannt, dem man die Eigenschaft zuschrieb, Holz aufzulösen. Man wollte hierdurch die wunderbare Fähigkeit dieser Tiere, Holz zu fressen, verständlich machen. Die Drüse, welche neben einer Spinndrüse vorhanden ist, mündet in den Mund; sie wird beschrieben als ein großer paariger vielfach gefalteter Schlauch mit großem eiförmigem Reservoir. Der Reservoirsaft ist gelblich bis farblos, riecht durchdringend und unangenehm. Er verhält sich wie ein (ätherisches) Öl: weniger dicht als Wasser, hinterläßt er auf Papier einen Fettfleck. In Äther und Alkohol, (fast) nicht aber in Wasser ist er löslich. Reaktion neutral (Plateau)[1]), oder sauer (Henseval)[2]). Er verdaut keine Stärke; aber auch Holz, monatelang darin aufbewahrt, wird nicht verändert (Plateau, Henseval). Möglich daß durch das Öl, wie etwa durch Terpentinöl, das Holz der mechanischen Bearbeitung durch die Kiefer zugänglicher wird.

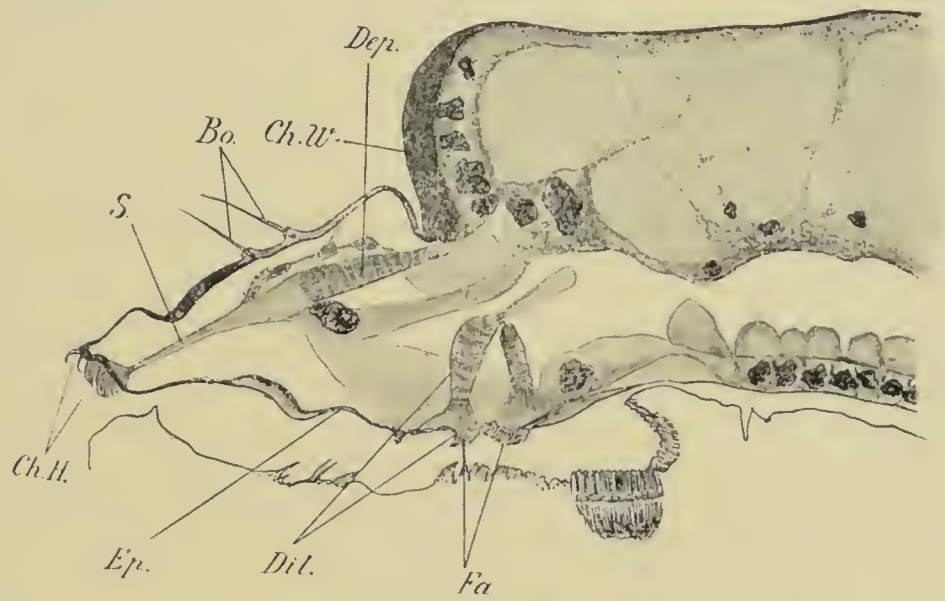


Fig. 236.

Sagittalschnitt durch die obere Partie des Kopfes von Tomocerus plumbeus L. — Bo. Borsten; Ch.H. Chitinhaken; Ch.W. Chitinwulst; Dep. Depressoren des Labrum; Dil. Dilatatoren des Epipharynx; Ep. Epipharynx; Fa. faserige Differenzierungen; S. Chitinsehne der Depressoren (nach Hoffmann).

5. Der Schluckakt bei beißenden Insekten.

Über den Schluckakt sind wir bei beißenden Insekten am besten bei Collembolen durch Hoffmanns Arbeiten unterrichtet, auf die verwiesen werden muß[3]). Hier soll folgendes genügen: Wir sahen, wie die Nahrung bis an die Mundhöhle gebracht wird. Bei Tomocerus plumbeus ist nun die Oberlippe mit dem Epipharynx (Fig. 236 Ep.) (d. h. der ganze obere Teil der Mundhöhle, hauptsächlich die Unterseite der Oberlippe selbst), das Werkzeug, mit dem die Weiterbeförderung erzielt wird. An ihrem Vorderrande mit nach hinten gerichteten Chitinhaken (Ch. H.) ausgerüstet, vermag die Platte Bewegungen auszuführen, etwa wie die Beugebewegungen der Hand um das Handgelenk. In unserem Falle erfolgt die Bewegung von oben vorn nach unten hinten. Durch diese Bewegung aber wird die

[1]) Plateau, F., Mém. Acad. Belg. T. 41. 1875. Mém. 2.

[2]) Henseval, M., La Cellule T. 12. 1897, hat den Saft eingehender chemisch untersucht. Daselbst auch einige hier nicht zitierte Literatur.

[3]) Hoffmann, R. W., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 82. 1905. S. 638; ibid. Bd. 89, 1908. S. 598.

Nahrung, nachdem die Haken sie ergriffen haben, in die Mundhöhle gedrückt. „Zugleich wird die Mundhöhle in ihrem vorderen Teile durch Hebung und Senkung des Epipharynx, abwechselnd erweitert und verengert, wodurch eine Art Schluckbewegung zustande kommt." Der hintere Teil der Mundhöhle und der Pharynx sind mit starken Dilatatoren (Dil.) ausgerüstet, die am Kopfskelett (dem äußeren oder dem inneren) befestigt sind und die mit der Ringmuskulatur rhythmische, alternierende Bewegungen, also Peristaltik, ausführen. Dieser Peristaltik ist dann die Weiterbewegung zuzuschreiben, im Verein mit dem Druck der nachdrängenden Nahrungsmasse. — Daß bei den verschiedenen Arten beißender Insekten, diese Dinge große Mannigfaltigkeit zeigen, scheint sicher zu sein. Man denke an die Formen mit Außenverdauung, bei denen im wesentlichen nur Peristaltik in Frage kommt, nachdem die Maxillen den Brei einmal dem Munde übergeben haben. Man denke ferner an die Raupen, bei denen die Oberlippe eine ganz andere Rolle spielt, als bei Hoffmanns Collembol und bei denen vielleicht die Bissen zwischen den Mandibeln stecken bleiben würden, drängte der nächste Bissen sie nicht unmittelbar in die sicherlich peristaltisch bewegte Mundhöhle. Doch über alle diese Dinge sind wir merkwürdig wenig unterrichtet.

6. Wo findet die erste Verdauung bei den beißenden Insekten statt?

Der verhältnismäßig kleine Mitteldarm mit seinen — wenn überhaupt — nur mäßig entwickelten Anhangsgebilden, soll in den meisten Fällen, eine schon gründlich vorverdaute Nahrung erhalten. Nicht einmal diejenige Verflüssigung scheint zu genügen, die bei der Außenverdauung erzielt wird, denn auch der hierbei entstandene Brei, gelangt bei Carabus durch den langen engen Ösophagus, zuerst in jene Erweiterung des Vorderdarms, die wir Kropf (Jabot, Ingluvies) nannten. Dieser Kropf wird zeitweilig durch den folgenden Vorderdarmteil, den Kaumagen oder Muskelmagen (Gésier, Proventriculus), völlig gegen den Mitteldarm hin abgeschlossen, und so bleibt die Nahrung, sei es die Flüssigkeit bei Carabus, seien es die festen Fleischbissen bei Dytiscus, eine Zeitlang im Kropf liegen, der chemischen Einwirkung des Mitteldarmsaftes ausgesetzt, der ja hierhin ohne weiteres gelangte. Daß der „Kaumagen" dann noch die chemische Wirkung mechanisch fördert, werden wir gleich sehen.

Charakteristisch für den **Kropf** ist seine enorme Dehnbarkeit: Während Fig. 237 (in) einen ungefähren Begriff von dem Organ im Hunger geben mag, erscheint es — beim gefütterten Carabus — als große Blase. Zur Ausführung der Peristaltik mit äußerer Ring- und innerer Längsmuskulatur versehen [1]), besitzt der Kropf eine chitinöse Innenhaut (Intima), die in eigentümlicher Weise gefaltet erscheint: diese Faltung dürfte wohl mit der Dehnbarkeit des Organs zusammenhängen: daß sich aber auch der Kropf schon durch Peristaltik am Durchwalken von Nahrung und Ferment beteiligt, zeigen die Komplikationen des Chitinbelages: Haare (Dytiscus) und vorspringende Chitinplatten (bei Acilius, einem anderen Dytisciden).

α) Die Verdauung im Kropf von Dytiscus (n. Plateau, l. c. Mém. Acad. Belg.). Der Saft, den man im Kropfe findet, ist eine visköse Flüssigkeit, braungrün bis ausgesprochen grün. Er reagiert neutral

[1]) Das Folgende im wesentlichen nach Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875, Mém. 2.

und gibt beim Eintrocknen keine Krystalle. Er ist weder mit Speichel (keine Amylase), noch mit Wirbeltiergalle, noch mit Wirbeltiermagensaft (nicht sauer, ohne Lab) zu vergleichen. Meiner Ansicht nach handelt es sich, wie schon angedeutet, um Mitteldarmsaft, der wie bei so vielen Wirbellosen in den Vorderdarm übertritt[1]). Plateau füttert einen erwachsenen Dytiscus, nach Hunger von 20 Stunden, mit rohem Rindfleisch und öffnet ihn nach 1 Stunde: Das Fleisch befindet sich im erweiterten Kropf, in Form einzelner Bissen, welche jener Verdauungssaft durchtränkt. Die Reaktion ist neutral. Der Restdarm ist leer. Ein zweites Tier, gleicherweise behandelt, wird nach 5—6 Stunden geöffnet. Das Fleisch erscheint geschwellt, ist weich und großenteils gelöst. Das Ganze bildet einen, an Schmierseife erinnernden, schwach alkalischen Brei. Mittel- und Enddarm sind fast leer und enthalten nur eine schwach gelbliche Flüssigkeit.

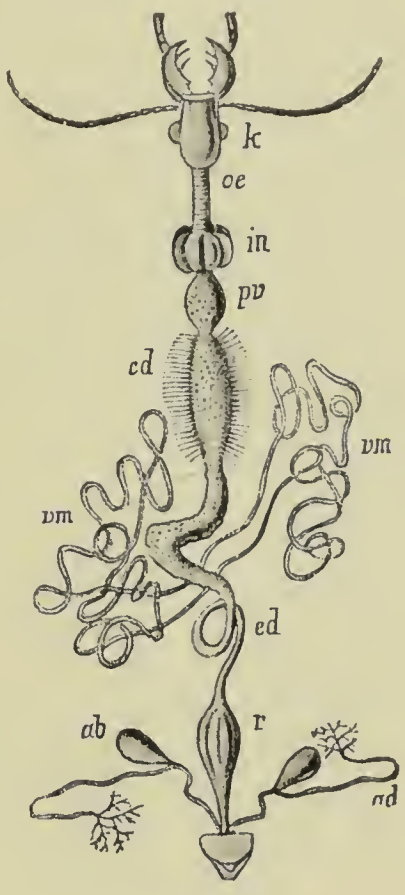


Fig. 237.

Darm von Carabus auratus. k Kopf mit Mandibeln, Antennen und Augen, oe Ösophagus, in Ingluvies (Kropf), pv Proventiculus (Kaumagen), cd Chylusdarm mit Blindsäcken, ed Enddarm, r Rectum, vm Vasa Malpighii, ad Analdrüsen, ab Sekretblasen (nach Dufour aus Hertwig.)

Später: Der Kropf ist nun fast leer, nur mit jener grünlichen Flüssigkeit erfüllt, die alkalisch reagiert, wie im Hunger. Im Mitteldarm befindet sich nun ein weißlicher Brei. — Daß der Kropfinhalt tatsächlich ein verdauender Saft ist, lehrten Versuche mit künstlicher Verdauung[2]).

β) Orthopteren. Während wir den Kropf bei Insekten mit abweichender Ernährung in ganz anderer Funktion kennen lernen werden (z. B. als „sozialen Magen", bei den sozialen Hymenopteren, wie schon angedeutet), müssen wir hier auf die völlige Analogie hinweisen, die zwischen der dargetanen Leistung bei jenen Käfern, und der Funktion des Kropfes bei anderen beißenden Insekten besteht. Wir wissen das im besonderen von den Orthopteren (Plateau, l. c. Mém. Acad. Belg., Tome 41, 1875, p. 65). Bei diesen Tieren, z. B. bei der Küchenschabe (Fig. 234), ist der Kropf außerordentlich stark entwickelt. Seine muskulöse Wand vermag ergiebige Bewegungen auszuführen (Locustiden, Acridier), berufen die Nahrung durch den „Kaumagen" zu treiben. Auch bei diesen Formen ist die Intima gefaltet (Erweiterungsfähigkeit) und mit verschiedenen Kutikulargebilden versehen (Chitinhaare, deren Spitzen dem Kaumagen zugekehrt sind, vielleicht berufen, Rückstauung zu vermeiden. Der Saft stammt wohl auch hier nicht ausschließlich von den einzelligen Drüsen des Kropfes, sondern ist

[1]) Hiervon überzeugt sich neuerdings Ramme (Zool. Anz. Bd. 38, 1911, S. 33) bei Coleopteren und Orthopteren.

[2]) Nach Gorka (Allg. Zeitschr. Entom. Bd. 6, 1901, S. 339) findet sich ein Kropf unter den Käfern nur bei den Fleischfressern; Kot- (Geotrupes, Copris), Pflanzen- Maikäfer etc., auch Oryctes nasicornis), Aasfressern (Necrophorus etc.) und solchen, die von Pflanzensäften leben (Callidium etc.), fehlt dieses Organ.

als ein Gemenge von Vorder- und Mitteldarmsekreten aufzufassen. Denn der gelbbraune alkalische Saft wirkt sowohl auf eiweißartige Körper (Chlorophyll), als auf Stärke (zuckerbildend) ein. Daß die Kropfdrüsen der Locustiden und Acridier für die Verdauung keine große Bedeutung haben, geht schon daraus hervor, daß nach Plateau im Kropf der Periplaneta americana die nämlichen Vorgänge sich abspielen, ohne daß hier überhaupt Kropfdrüsen vorhanden wären (Plateau, l. c. Bull. Acad. Belg. (2), T. 41, 1876, p. 1213). Jousset de Bellesme[1]) ist der Ansicht, daß Stärkeverdauung und Rohrzuckerinversion (bei Periplaneta) ausschließlich das Werk des Speichels sei, der seine Wirkung, abgesehen vom Munde, im Kropf entfalte, woselbst der Zucker auch absorbiert werden soll. Der Mitteldarm würde hiernach an der Kohlehydratverdauung keinen Anteil nehmen.

Eine solche **Absorption** durch die Zellen des Vorderdarms (Kropfes) wurde von verschiedenen Autoren behauptet. Gleich Jousset vermißt Plateau bei Orthopteren (z. B. Stetheophyma) Zucker in Mittel- und Enddarm und schließt auch seinerseits auf Absorption im Kropf[2]). Petrunkewitsch[3]) findet bei Blatta germanica nach Fettfütterung die Kropfzellen reichlich mit Fett erfüllt, auch soll Carminpulver trotz der Chitinintima in diese Zellen einzudringen vermögen. Gorka[4]) sagt von Callidium, Clytus u. a. (Coleopteren): „Ich bemerke, daß die Resorption schon im Vorderdarm beginnt."

Allein diese Angaben blieben doch keineswegs unwidersprochen: de Sinéty[5]) zeigte für Periplaneta australica, daß das von Petrunkewitsch in den Kropfzellen beschriebene Fett recht wohl als Ablagerungsprodukt anderswo resorbierten Materials, aufgefaßt werden könne. Eine große Anzahl von Versuchen, bei denen Insekten mit Farbstoffen oder Eisenlösungen gefüttert wurden, ergaben keinerlei Resorption durch Kropfzellen[6]). Daß kein Zucker im Mitteldarm von Orthopteren zu finden war, erklärte Cuénot[6]) durch die Schnelligkeit der Resorption im einzig resorbierenden Mitteldarm. In neuester Zeit hat Schlüter[7]) gezeigt, durch welchen Versuchsfehler Petrunkewitsch zu seiner sicherlich irrigen Meinung gelangt ist. Das Reservefett schwindet aus den Kropfzellen von Periplaneta erst nach etwa 8 tägigem Hunger. Petrunkewitsch ließ seine Exemplare aber nur 24 Stunden lang hungern (!). Nach 8 tägigem Hunger und folgender Ölfütterung, ½ Stunde lang,

[1]) Jousset de Bellesme, Recherches expérimentales sur la digestion des Insectes et en particulier de la Blatte. Paris 1875; C. R. Acad. Sc. Paris T. 82, p. 98.

[2]) Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875, Mém. 2. Bei Hydrophilus, der keinen Kropf (und keinen Kaumagen) hat, findet Plateau im Ösophagus einen Saft, der Stärke verzuckert und den er für ein Sekret der einzelligen Drüsen des Ösophagus hält. Wenn nun auch im Ösophagus Stärkeverdauung stattfindet, so ist sie bei dieser Art doch nicht auf den Vorderdarm beschränkt: auch im Mitteldarm und im vorderen Teil des Enddarms findet sich Zucker.

[3]) Petrunkewitsch, Zool. Anz. Bd. 22, 1899, S. 137.

[4]) Gorka, Allg. Zeitschr. Entom. Bd. 6, 1901, S. 339. (Experimentelle Belege werden nicht gegeben.)

[5]) de Sinéty, R., La Cellule T. 19, 1901; Bull Soc. entom. France 1901 (n. Schlüter).

[6]) Vángel (Nat. Hefte Pest Bd. 10, 1886, S. 190) hält Hydrophilus in gefärbtem Wasser. Nach Eröffnung der Tiere erscheint nur der Mitteldarm gefärbt. Cuénot (Arch. Zool. expér. (3) T. 6, p. LXV und Arch. Biol. Gand. T. 14, 1896, p. 293, von p. 304 an) findet bei Orthopteren nach Fütterung von Farbstoffen, Eisenlaktat und Fett, niemals Absorption irgendwo anders, als im Mitteldarm und seinen Anhängen.

[7]) Schlüter, Curt, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 13, 1912, S. 155, (Periplaneta, andere Insekten.)

enthielten die Kropfzellen kein Fett. (Zu sicherem Ausschluß der Absorption im Kropf, hätte man die Tiere nach der Fütterung wohl etwas länger am Leben lassen müssen. Verf.). Niemals gelang es, verfütterte Carminkörner in den Kropfelementen nachzuweisen. Die Annahme einer absorptiven Tätigkeit des Kropfes ist derzeit unbegründet.

7. Der „Kau-“ oder „Muskel“-Magen (Gésier, Proventriculus).

a) Der **eigentliche** Kaumagen. *α*) Sein Bau.

Es ist ein kurzer muskulöser Darmteil, dessen stark chitinisierte Wand ein System von Längsfalten bildet, die man auch wohl „Zähne “genannt hat, da auf den Falten noch besondere Chitingebilde vorkommen, deren Bedeutung wir sogleich kennen lernen. Diesen Kaumagen finden wir einmal bei manchen Käfern, dann aber bei Neuropteren, Pseudoneuropteren und vor allem bei Orthopteren.

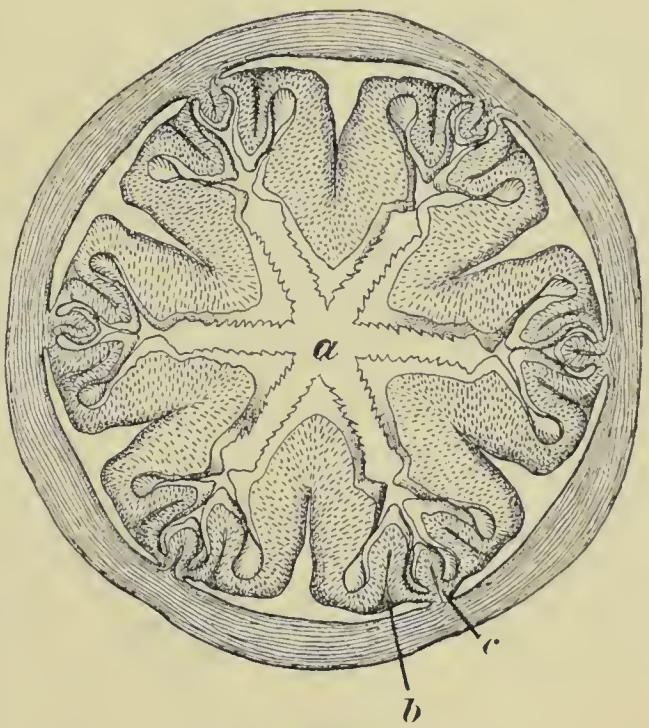


Fig. 238.

Querschnitt durch den Kaumagen von Locusta viridissima. a Hauptzähne, b Zahn einer der seitlichen Serien (Nebenfalten), c Längsleiste (nach Wilde aus Biedermann).

Bei den Käfern sind es vor allem die Fleischfresser, Carabiden und Dytisciden (und die Aasfresser, wie Necrophorus etc.), die solch eine Einrichtung haben [1]). Eröffnet man (Plateau, Mém. Acad. Belg., T. 41, 1875, Mém. 2, p. 19) den Kropf eines ausgewachsenen Dytiscus so sieht man in eine hohle achtseitige Pyramide hinein, deren Spitze dem Mitteldarm zugekehrt ist. Diese Spitze — am Eingang des Mitteldarms also — kommt dadurch zustande, daß die oben erwähnten behaarten Längsfalten (Zähne), welche die Pyramide bilden, zusammenstoßen; nicht nur mit ihren Nachbarn, sondern auch mit den gegenüberliegenden Falten, so daß, unterstützt durch die kräftige Ringmuskulatur, ein fester Verschluß zustande kommt. Sehr viel komplizierter sind diese Falten bei den Orthopteren, bei denen sie zu hochdifferenzierten Zähnen ausgebildet sein können. Die Falten, die schon im Kropf beginnen (so daß bei den Acridiern der Kaumagen sich von dem Kropf gar nicht deutlich abhebt), treten uns hier als 6 Hauptfalten (Hauptzähne) entgegen, zwischen denen je mehrere Längsfalten wesentlich geringerer Höhe verlaufen.

[1]) Dagegen fehlt sie nach Gorka (Allg. Zeitschr. Entom. Bd. 6, 1901, S. 339) unter den Käfern bei Kotfressern (Geotrupes etc.), bei solchen, die von Pflanzen (Maikäfer), pflanzlichen Säften (Callidium etc.) und Detritus (z. B. Oryctes nasicornis) leben. Doch finden sich, in Form von einer Erweiterung, Andeutungen dieses Organs bei Detritus- und Saftfressern. Bei ihnen, wie bei den Pflanzenfressern ist Vorder- von Mitteldarm durch einen Sphinkter geschieden. All dies fehlt den Coprophagen.

Wie die Figuren zeigen (Figg. 238—240) sind besonders die Hauptfalten mit äußerst zweckmäßigen Kauflächen und -Zacken versehen (besonders bei Gryllus und Gryllotalpa). Die Zähne sind an ihrer Spitze gegen den Mitteldarm geneigt und verhindern derart eine Rückstauung der Nahrung [1]). Auch bei vielen Orthopteren (Locusta) bilden die Zähne nach dem Mitteldarm hin einen Verschluß: Jede Hauptfalte teilt sich gabelförmig, in Gestalt eines Y, dessen Gabel dem Mitteldarm zugekehrt ist. Die Gabelzinken benachbarter Falten gehen bogenbildend ineinander über. Werden diese Bögen aufeinandergedrückt, so müssen

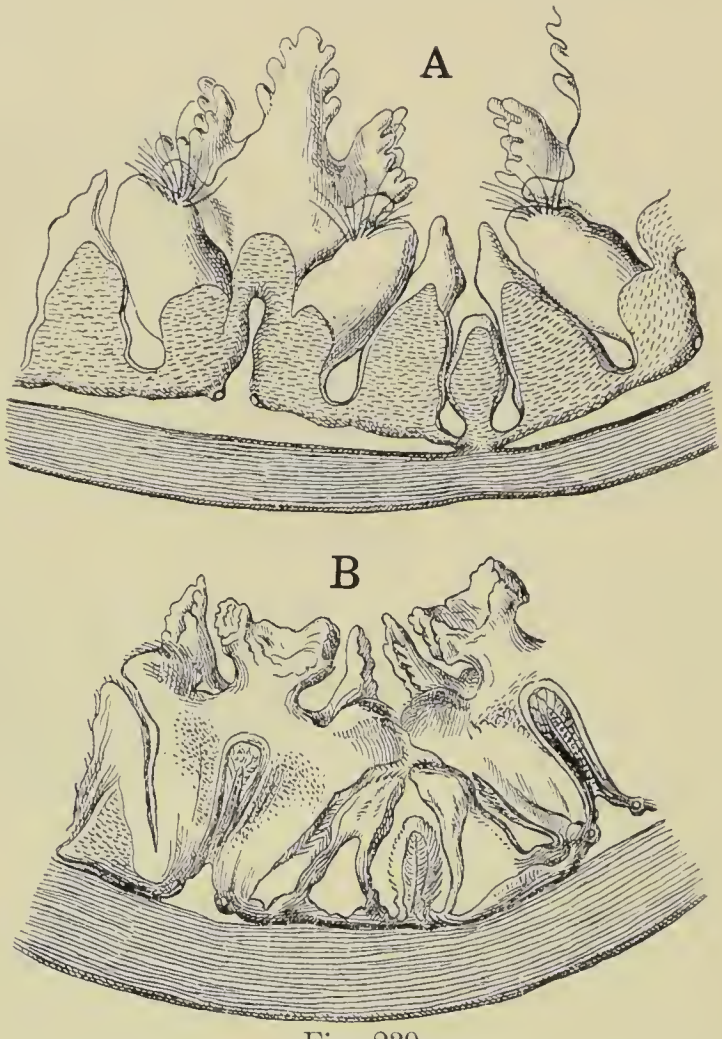


Fig. 239.

A Teil eines Querschnittes durch den Kaumagen von Gryllus domesticus. B dasselbe von Gryllotalpa (nach Wilde aus Biedermann).

sie einen Verschluß formen. Bei den Grylliden hingegen unterbleibt diese Bildung: die sechs Wülste heben sich von ihrer Unterlage ab und ragen frei in den Mitteldarm. Hierauf kommen wir zurück (siehe: Der Zapfen S. 556).

β) Funktion des „Kaumagens". Plateau vertritt einseitig die Ansicht, daß der Kaumagen in keinem Falle dem Kauen diene, sondern eine Art Filter sei, berufen den Übertritt nicht hinreichend verdauter Nahrung in den Mitteldarm durch Lumeneinengung, Vorsprünge und Borsten zu verhindern: Die Nahrung geht gar nicht zwischen den Spitzen

[1]) Literatur außer Plateau, Milne Edwards (Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparées de l'homme et des animaux. Paris 1859, T. 5, p. 597; Wilde, K. F., Untersuchungen über den Kaumagen der Orthopteren. Inaug.-Diss. Leipzig 1877; Arch. Naturgesch. Jahrg. 48, 1877. (Für Periplaneta Miall und Denny.)

der Hauptzähne durch, sondern sie bewegt sich in den Furchen, je zwischen zwei Hauptzähnen. Diesem Einwande würde entgegenzuhalten sein, daß es bei den Orthopteren gerade zur Ausbildung besonderer Kauflächen zwischen den großen Zähnen und den benachbarten kleinen Zähnen kommt. Die weiteren Argumente Plateaus sind: 1. Bei Locustiden findet er die gefressenen Grasstücke in gleicher Weise im Kropf, zwischen den Zähnen und im Mitteldarm: ein Kleinkauen hat nicht stattgefunden. Das gleiche gilt für Periplaneta americana (Bull. Acad. Belg. (2), T. 41, 1876, p. 1216).

2. Viele Insekten mit fester Nahrung lassen einen Kaumagen vermissen (Hydrophilus, Melolontha, Anomala, Telephorus etc. etc. unter den Käfern, Libellula, Aeschna, Agrion unter den Pseudoneuropteren etc.).

3. Es gibt Insekten mit flüssiger Nahrung, die einen Kaumagen besitzen. Als Beispiel möchte ich Carabus auratus geben.

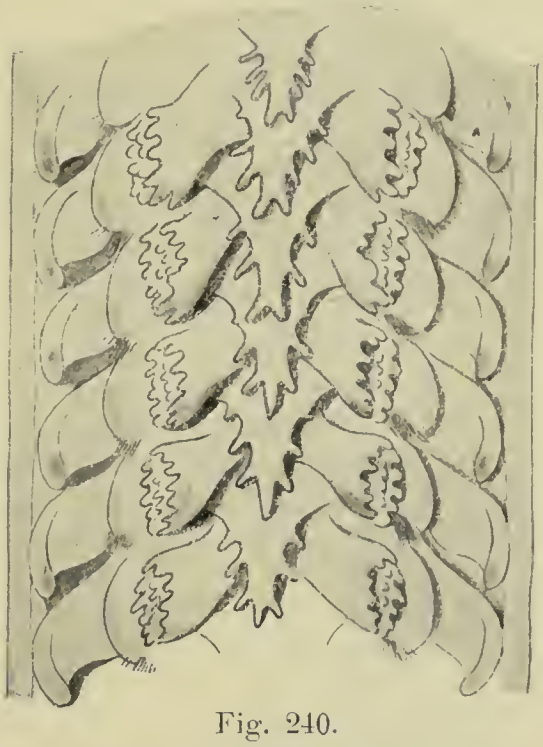


Fig. 240.

Ein Quadrant der Wandung des Kaumagens der Feldgrille (Gryllus campestris L.). (Nach Hesse-Doflein.)

Solange man an derjenigen Vorstellung von „Kauen“ festhält, die man am Säugetiergebiß gewinnt, solange mag Plateau recht haben. Setzen wir hier aber für Kauapparat, Walkapparat, so dürften Plateaus Argumente durchaus entwertet werden. Davon, daß die Chitinzähne nicht imstande sind, Stücke von Grashalmen zu zerbeißen, können wir mit Plateau ruhig überzeugt sein, freilich ohne zu behaupten, daß die dicke Ringmuskelschicht, in keinem Falle es vermöchte, mit den ansehnlichen Zähnen einen Nahrungsbrocken zu zerkleinern. Ich glaube aber, daß die Hauptleistung aller dieser Kaumägen, bei Aplysia, bei den Krebsen und hier bei den Insekten darin besteht, mechanisch die Wirkung des Ferments zu unterstützen, wie wir den Tee rühren, damit der Zucker sich löst, ohne daß wir den Zucker unbedingt zerdrücken müßten. Mögen die Grasstücke immerhin ganz bleiben, was in ihnen löslich ist, wird um so schneller der Wirkung des Ferments verfallen, wenn es zugleich mit dessen chemischer Wirkung, die Walkwirkung des Kaumagens erfährt. Ich habe oft Carabus auratus nach Fleischmahlzeiten geöffnet, nachdem ich das Tier mit Cyankali getötet hatte; dann bewegte sich der Kaumagen nicht und ich kam zur Überzeugung, es hier nur mit einem Verschluß des Kropfes gegen den Mitteldarm zu tun zu haben. Tötet (oder betäubt) man aber das Tier mit tÄher, so sieht man oft sehr schön, wie der Kaumagen bei vollem Kropf unaufhörlich peristaltisch tätig ist, obwohl er — soweit man das sehen kann — hierbei nichts von dem flüssigen Inhalte des Kropfes in den Mitteldarm treten läßt: Er schließt den Kropf recht wohl ab, durchwalkt aber dauernd kleine Mengen der fermentdurchsetzten Fleischlösung, die Wirkung des Fermentes unterstützend. Erst viel später dürfte er das weitgehend verdaute Fleisch zur Absorption in den Mitteldarm treten lassen. So ist die Tätigkeit des Kaumagens

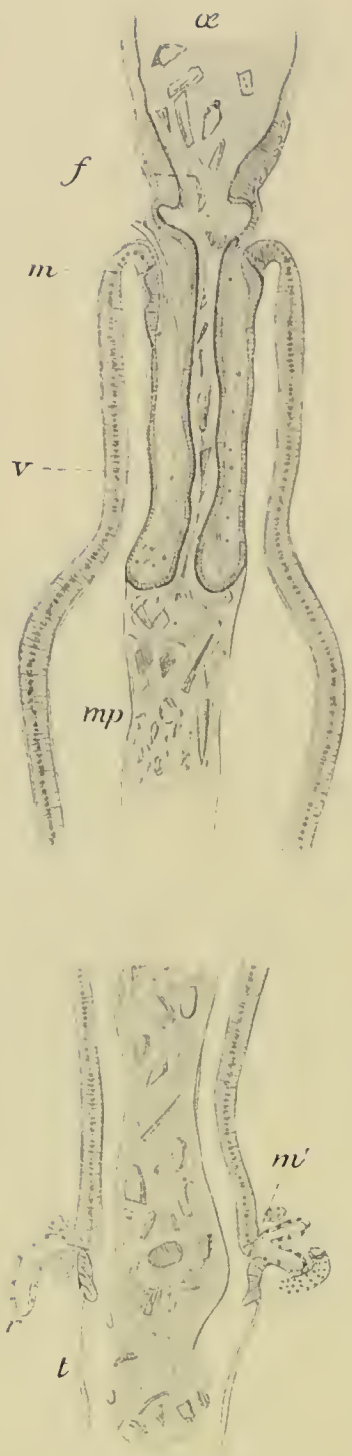


Fig. 241.
Sagittalschnitt durch den Verdauungstrakt von Ectobia livida (ein Teil vom Mitteldarm ist fortgelassen. œ Ösophagus (Kropf). f „Ösophagusfilter“ (Kaumagen). v „Valvule oesophagienne“(Zapfen). m Beginn d. Mitteldarms. m' Ende des Mitteldarms. r Malpighische Gefäße. t Enddarm. mp peritroph. Membr. (nach Cuénot).

der hier behandelten Insekten, recht wohl zu vergleichen mit derjenigen des Antrum pylori der Säugetiere, während der Kropf mehr dem Fundus entsprechen dürfte: Gleich diesem drückt der Kropf gelöste Teile seines Inhaltes in den „Kaumagen“ hinein, der sie knetet und späterhin dem Mitteldarm übergibt[1]).

b) Der Zapfen.

Bei einer großen Zahl von Insekten ragt der „Kaumagen“ noch ein Stück in den Mitteldarm, in Gestalt einer Einstülpung (Fig. 241 v). Die Längsfalten des vorderen Teiles können sich auf diesen „Zapfen“ fortsetzen, ihm einen unregelmäßig-sternförmigen Querschnitt verleihend.

Dieser Zapfen, dessen Bedeutung allgemein uns nicht beschäftigt (siehe peritrophische Membran), kann besondere Funktionen übernehmen, wie wir z. B. bei Bienen oder Mücken sehen werden. Bei Gryllotalpa spielt er eine besondere Rolle: vier der Wülste heben sich von der Unterlage ab und ragen als vier Chitinblätter nicht nur in den Mitteldarm (gleich dem Zapfen von Periplaneta), sondern durch den ganzen, kurzen Mitteldarm hindurch, bis zum Anfang des Enddarms[2]). Die vier Lamellen überdecken sich dachziegelartig und bilden dergestalt eine Art Trichter (Fig. 242 v). aus dem, durch die Spalten, Gelöstes zur Resorption an das Mitteldarmepithel herantreten kann, während feste Körper, die das Epithel verletzen könnten, in dem „Trichter“ bleiben und ohne weiteres dem chitinisierten Enddarm übergeben werden. Bei anderen Insekten leistet diese Funktion ein, von besonderen Zellen abgesonderter Überzug um den Mitteldarminhalt. Hier bei Gryllotalpa finden wir also ähnliche Verhältnisse, wie sie der „Trichter“ bei den Malakostraken uns bot[3]).

[1]) Siehe hierzu auch Portier, Arch. Zool. expér. (5) T. 7, 1911 (Dytiscus, Hydrophilus); Rungius, H., Zool. Anz. Bd. 38, 1911, S. 442, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 98, 1911 (Dytiscus marginalis. Beschreibung des Kaumagens, mit besonderen „Meißeln“ etc., welche die Fleischstücke bearbeiten); Ramme, Willy, Zool. Anz. Bd. 38, 1911, S. 333 (Coleopteren, Orthopteren. Ramme sieht in dem Organ vornehmlich eine Vorrichtung, Nahrung und Ferment gründlich miteinander zu mischen.

[2]) Ramme (l. c.) widerspricht dem: die 4 Lamellen reichen nur in den Anfangsteil des Mitteldarms. Offenbar aber nennt Ramme einen Darmteil „Mitteldarm“, den wir schon zum Enddarm rechnen (siehe unten). Aus der zitierten kurzen Mitteilung kann ich genaueres nicht entnehmen.

[3]) Cuénot, L., Arch. Biol. Gand. T. 14, 1896, p. 293.

II. Insekten mit (beißenden und) „leckenden" Mundwerkzeugen. Physiologie der Vorderdarms bei einigen sozialen Hymenopteren.

1. Die Mundwerkzeuge und die Nahrungsaufnahme.

Die Mandibeln dieser Tiere, die nach dem Typ der beißenden Kiefer eingerichtet sind, aber mehr zum Greifen etc. dienen, sollen uns nicht weiter beschäftigen (siehe den Abschnitt über beißende Mundwerkzeuge). Uns interessiert im wesentlichen Unterkiefer und Unterlippe, die bei den Bienen zu einer Art Rüssel umgebildet sind und zur Aufnahme flüssiger

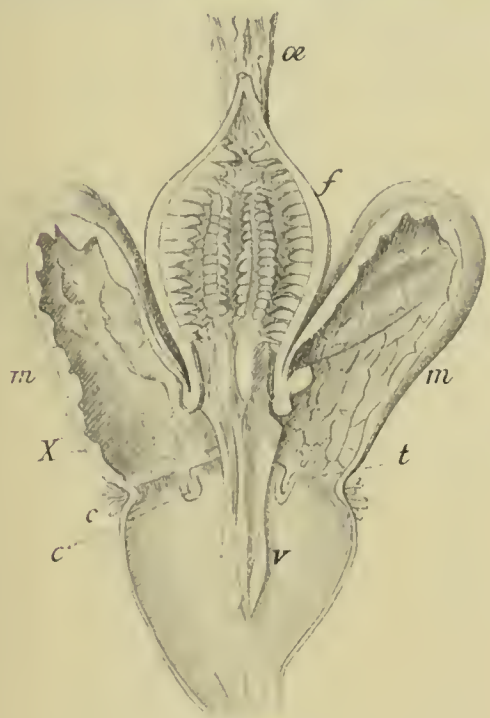


Fig. 242.

Verdauungstrakt von Gryllotalpa vulgaris, sagittal eröffnet. œ Ösophagus. f „Ösophagusfilter" (Kaumagen). m Mitteldarmzöca. t Beginn vom Enddarm. c kleine verzweigte Blindschläuche, die bei c münden. v Ösophagusklappe (Zapfen). (n. Cuénot.)

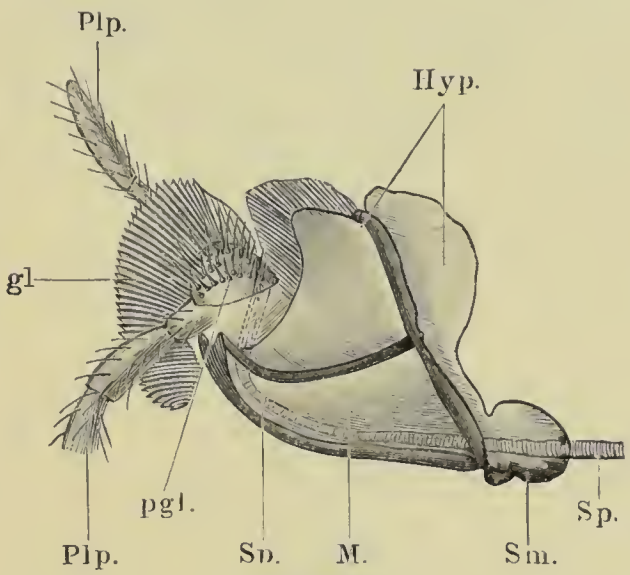


Fig. 243.

Unterlippe (Labium) und Hypopharynx von Formica spec. (teilweise nach Hilzheimer). gl Zunge, Hyp. Hypopharynx, M. Mentum. pgl. Paraglossa, Plp. Palpen, Sm. Submentum, Sp. Speichelgang (aus Escherich).

Nahrung dienen, während hierzu bei den Ameisen nur die Unterlippe in Betracht kommt.

Bei allen „leckenden" Mundwerkzeugen sind die beiden Innenladen der Unterlippe zur wichtigen Zunge (Glossa) verwachsen, während die Außenladen als Nebenzungen (Paraglossen) weniger ansehnlich sind.

a) Ameisen.

Wenn wir unsere Betrachtung auf Ameisen und Bienen[1]) beschränken, so trifft die Bezeichnung „leckend" vollständig nur für die Ameisen zu.

[1]) Auf die Nahrungsaufnahme bei Wespen können wir hier im einzelnen nicht eingehen. (Vergl. z. B. Demoll Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 92. 1909, S. 187 (Wespen. Tenthrediniden und Uroceriden.) Bei Vespa wird die flüssigkeitbenetzte Zunge umgeschlagen. Sie kommt dadurch in das, vom Mentum. den ersten Maxillen und dem Hypopharynx gebildete Saugrohr zu liegen: die Nahrung wird von der Zunge abgesaugt (S. 196). Man kann also auch bei den Wespen mit vollem Recht von „Lecken" sprechen.

Die Zunge (Fig. 243 gl) ist hier „sehr stark entwickelt, von länglich eirunder Form, in der Ruhelage etwa in der Mitte geknickt und wie ein Taschenmesser ventralwärts zusammengeklappt. Ihre Oberfläche ist deutlich und tief gerieft.“ Die relativ kleinen Paraglossen zu beiden Seiten der Zungenbasis sind durch einen überaus kräftigen Borstenbesatz ausgezeichnet [1]). Nach der Beschreibung und der Figur wird es ersichtlich, wie die Ameise durch rhythmische Leckbewegungen mit dem Organe Flüssigkeiten in den Mund zu befördern imstande ist. Borsten und Riefen werden ein ausgiebiges Haften der Flüssigkeit an der Zunge ermöglichen.

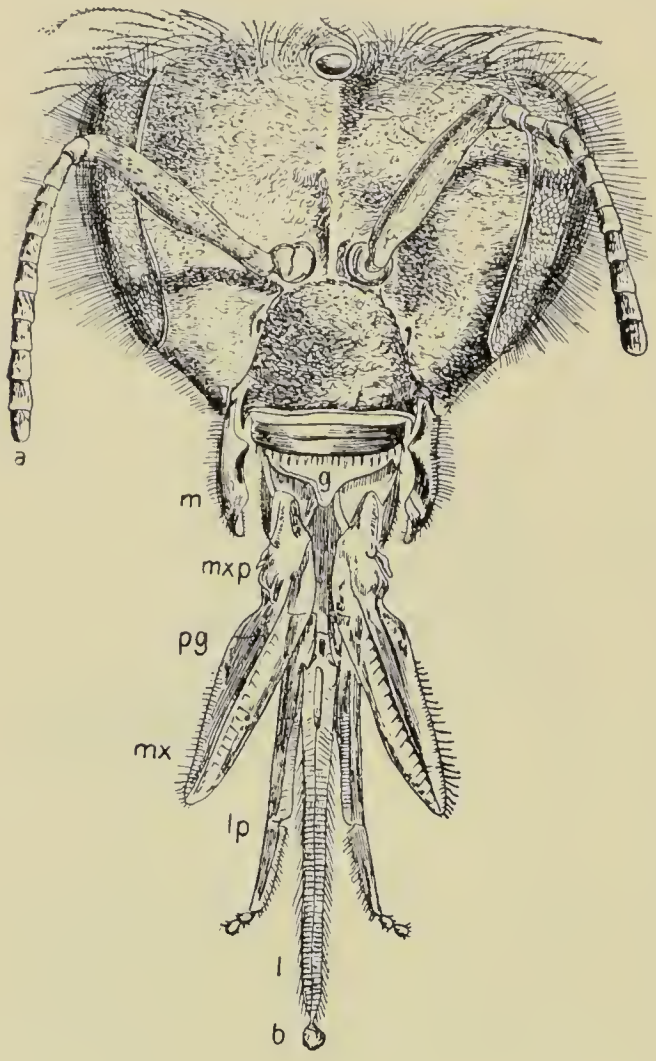


Fig. 244.

Kopf einer Honigbiene (Arbeiterin). a Antenne, g Oberlippe, Epipharynx, m Mandibel, mx Maxille, mxp Maxillartaster, pg Nebenzunge, lp Lippentaster, l Zunge, b ihr Löffel (nach Cheshire aus Packard).

b) Bienen.

Anders bei den Bienen. Hier handelt es sich meist um eine Art Saugen, freilich nicht so sehr um das Saugen einer Pumpe, unter Zuhilfenahme negativen Druckes in einem hermetischen Steigrohr, als vielmehr um ein kapillares Heben von Flüssigkeit, wie in einem Lampendocht. Der Apparat ist sehr kompliziert und bedarf kurzer Skizzierung: Der „Lampendocht“, um den es sich bei der Biene handelt, ist gleichfalls die Zunge, die jedoch sehr in die Länge gezogen und mit einer Reihe von Einrichtungen versehen ist, berufen eben ein kapillares System herzustellen. Wir unterscheiden in erster Linie eine enge, tief eingeschnittene Rinne, dann Haare und endlich eine mehr oder weniger fest anliegende Hülle um die Zunge, welche aus Unterkiefern. Nebenzungen und Lippentastern besteht (Fig. 244).

Dieser ganze Apparat ist sehr beweglich, die Zunge ist in das Kinn in ganz besonders beweglicher Art eingelenkt [2]) und mit einer Anzahl zweckmäßig angeordneter Muskeln versehen [3]). In der Ruhe wird die

[1]) Esherich, K., Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig, F. Vieweg & Sohn, 1906.

[2]) Die Zunge ist in das Kinn eingelassen, die Haut, welche beide Teile verbindet, ist „handschuhfingerartig“ eingestülpt. So wird nicht nur eine Bewegung nach den Seiten, sondern auch in der Richtung der Achse des Organs ermöglicht.

[3]) Bezüglich der sehr interessanten Einzelheiten muß ich auf die Literatur verweisen: Wolff, O. J. B., Nova Acta Kais. Leop.-Carol. deutsch. Akad. Naturf. Bd. 38, 1875, S. 1; Packard, Textbook of Entomology, l. c.; Briant Travers, J., Journ. Linn. Soc. London Vol. 17, 1884, p. 408; Breithaupt, P. F., Arch. Naturgesch.,

Zunge eingezogen getragen: eingeknickt wie ein Taschenmesser. Sperrvorrichtungen halten die Zunge, ohne Muskelarbeit zu erfordern, in dieser, bei Tätigkeit aber in vorgestreckter Lage.

α) Die Zunge ist ein langer dünner Stab, der aus einem festen sehr elastischen Kern und einem behaarten Mantel besteht. An der Hinterseite befindet sich eine Rinne, die, wie die Figur 245 zeigt, sowohl vom Kern, als vom Mantel gebildet wird. Der zentrale Teil der Rinne (h_1), der im Zungenkern verläuft, ist durch eine doppelte Haarbüschelreihe, die auf dem Rande dieser Zentralrinne sich befindet, unvollkommen gegen die, durch die Mantelvorsprünge gebildete Außenrinne (h_2) abgeschlossen; sosehr, daß man früher den Zentralteil als ein allseitig geschlossenes Steigrohr beschrieb und auch abbildete. Wie angedeutet, wird die Außenrinne gebildet durch ein Faltenpaar des Mantels, das sich in der Mitte fast berührt, ohne aber, die Rinnen zu einem Rohr schließend, zu verwachsen. Die Außenrinne umgreift den Kern rechts und links ein gutes Stück, dadurch ein ansehnliches Lumen gewinnend (Fig. 246 sd.). Diese Rinnen können Flüssigkeiten kapillar bis kurz unter die Zungenwurzel heben, woselbst das System des Zungenfutterals sie weiter übernimmt. Aber neben den Rinnen sind es die Haare, welche die Flüssigkeit festhalten und vielleicht auch kapillar zum Futteral führen. Die Haare befinden sich auf der Vorderseite der Zunge, also auf dem Mantel, in regelmäßigen Kreisen übereinander.

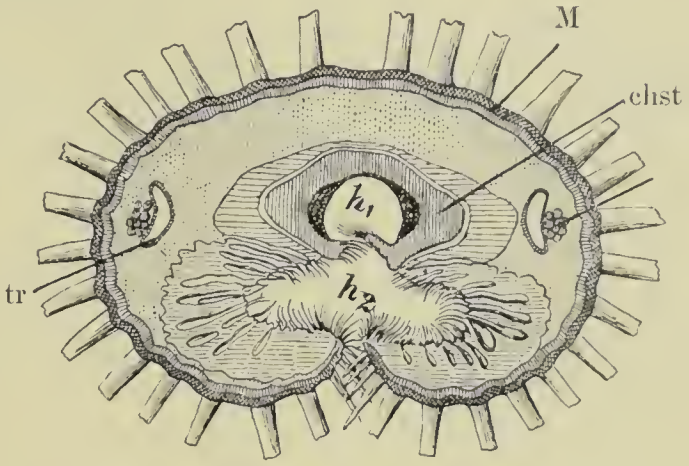


Fig. 245.

Apis mellifica. Querschnitt durch die Zunge, etwa in der Mitte. M der behaarte Zungenmantel, chst Chitinstab (Zungenbein, Zungenkern), h_1 das Kapillarrohr des Chitinstabes, h_2 die an der Unterseite der Zunge liegende Rinne (nach Breithaupt aus Biedermann).

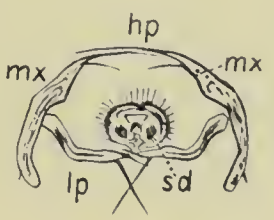


Fig. 246.

Honigbiene. Querschnitt durch die Zunge nebst Futteral. mx Maxille, lp Lippentaster, sd Seitenkanal, hp (hyaline) seitliche Verbreiterung der Maxille. Die Nebenzungen sind durch den Schnitt nicht getroffen. (Nach Cheshire aus Packard.)

β) Das Futteral (Fig. 246). Weiter oben also ist die Zunge umschlossen von den deckblattartig verbreiterten und gekrümmten Mundteilen: Nebenzungen, Lippentaster und erste Maxillen. Durch Übereinandergreifen dieser Hüllblätter und durch Behaarung ist das derart gebildete Rohr ziemlich gut abgedichtet; hieran wird durch den Umstand nichts geändert, daß durch eine zweckmäßige Einrichtung beim Vorstrecken des Rüssels, die Blätter sich spreizen und so den Raum vergrößern, der sich

Jahrg. 52, 1886, S. 47. und weitere Bienenliteratur (Schönfeld, Die Ernährung der Honigbiene, 1897; Cheshire Bees and Bee Keeping. London 1886. Zander, E. Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen, Stuttgart, E. Ulmer. Bd. 3, Der Bau der Biene, 1911 u. a. m.)

zwischen ihnen und der Zunge befindet: einen Raum, berufen, die durch Kapillarität gehobene Flüssigkeit festzuhalten. Auch in ihm ist die Zunge behaart, und nach Maßgabe der Erweiterung des Raumes, durch Spreizung der Hüllblätter, sträuben sich die Haare der Zunge: Denn sie richten sich beim Vorstoßen der Zunge — mit den Spitzen an den Haaren der Hüllblätter hängen bleibend — auf, wie die Haare eines Hutes, den man gegen den Strich bürstet. Aus diesem Raum, der mit der Mundhöhle — hinreichend abgedichtet [1]) — in Verbindung steht, saugt nun der Pharynx die Flüssigkeit durch Pumpbewegungen hinauf und treibt sie in den Kropf (Honigmagen).

An der Zungenwurzel münden zwei Systeme von Speicheldrüsen (System II und III, siehe unten). Die gemeinsame ampullenartige Mündung dieser Drüsen wird durch Verkürzung desjenigen Muskels erweitert, der den Vorstoß der Zunge veranlaßt. Es tritt Speichel aus, der neben anderen Funktionen berufen ist, durch Benetzung die Kapillarität des Saugapparates zu erhöhen.

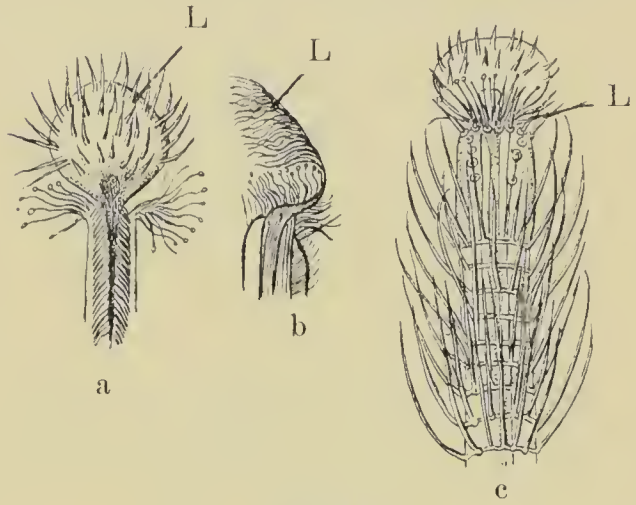


Fig. 247.

Apis mellifica. a Vorderes Ende der Zunge mit dem Löffelchen (L) von oben. b Seitenansicht (Oberseite links, Unterseite rechts liegend). c Zungenspitze von Bombus ruderatus von oben (nach Breithaupt aus Biedermann).

γ) Das „Lecken“.

Steht der Biene eine größere Flüssigkeitsmenge zur Verfügung, so wird der Rüssel etwa bis zur Hälfte in sie versenkt, und durch fortwährendes Ausstrecken und Einziehen der Zunge wird die Flüssigkeit bis zur Zungenwurzel gehoben: also in das Futteral, von wo sie durch die Saugwirkung des Pharynx weiter befördert wird. Diesen Prozeß: kapillares Haften (und Steigen) der Lösung an den Zungenhaaren, Heben der Zunge, (kapillares) Haften der Flüssigkeit im Futteral, können wir recht wohl „Lecken“ nennen. Daneben dürfte rein kapillares Steigen in den Rinnen stets einhergehen.

δ) Das kapillare Saugen und der Löffel.

Ist wenig Flüssigkeit vorhanden, so scheint sich der Prozeß an der eigentlichen Zunge mehr oder weniger auf kapillares Steigen der Flüssigkeit zu beschränken. Hierzu ist noch ein besonderes Organ nötig: Die Spitze der Zunge nämlich läuft in ein behaartes Läppchen aus, das man Löffel nennt und dessen konkave Seite vorn liegt (Wolff, S. 74). Breithaupt verfüttert an Bienen, mit Indigo gefärbten Zuckersaft, den er auf einen Objektträger gestrichen hat. „Emsig wischt die Zunge alsbald über das Glas hin, Stoß folgt auf Stoß, deutlich war zu sehen, wie der gefärbte Zucker in dem großen Saugrohr des Rüssels (Futteral) aufstieg. Dabei legte sich die nach hinten umgelegte Zungenspitze fast

[1]) Das Rohr („Futteral“), wie gesagt aus Teilen der Unterlippe und den Unterkiefern bestehend, würde vorn eine Lücke offen lassen, die jedoch durch Oberlippe und Epipharynx (Fig. 244 g) vollends verschlossen wird.

stets mit ihrer Rückenseite [1]), zuweilen auch mit ihren Flanken, doch immer mit ihrer ganzen Fläche an das Glas an, so daß das Löffelchen mit seiner Konkavität meist nach unten gekehrt war. Zuletzt, wenn nur noch Spuren von Zucker vorhanden waren, wischte nur noch die äußerste, mit der Rückenseite aufliegende Spitze und das Löffelchen, welches sich mit seinen Rändern dabei fest an die abzuleckende Fläche anlegte und darauf hin- und herschabte. In kürzester Zeit war jede Spur von Zuckersaft aufgepinselt." Wolff verfolgt nun die gefärbte Zuckerlösung auf ihrem Wege nach oben und findet sie auf der Vorderseite der Zunge zwischen den Haaren und in den (hinteren) Rinnen. Ist nur ganz wenig Flüssigkeit noch vorhanden, so benutzt diese ausschließlich die Zentralrinne im Zungenkern (an Zungen beobachtet, die im Momente der Aufnahme der letzten Reste abgeschnitten wurden[2])). Die Rinnen münden unten am Löffelchen und können so alles kapillar aufnehmen, was dieses aufgepinselt hat. Oben tritt die Flüssigkeit in das vom Futteral gebildete Rohr. War der Zucker während der Aufnahme eingetrocknet, so beobachtete Breithaupt die Abgabe eines Speicheltropfens, berufen den Zucker wieder in Lösung zu bringen.

Die Zungenspitze, speziell der Löffel, ist Träger von Sinneshaaren (Geschmack?) [3]).

Die Mandibeln der Bienen dienen unter anderem auch bei der Nahrungsaufnahme: sie kneten den Pollen bei seiner Bereitung zu Bienenbrot. Außerdem spielen sie eine große Rolle bei der Verarbeitung des Wachses.

2. Die Speicheldrüsen.

a) Bei den **Bienen.**

α) Bau der Drüsen. Eine größere Anzahl von Speicheldrüsensystemen wird beschrieben; sie liegen zum Teil im Kopf, zum Teil im Thorax und münden meist auf den Mundwerkzeugen. Früher kannte man nur fünf Systeme, bei der Honigbiene nur vier [4]) (Syst. I—III = Fig. 248):

System I, im Kopf gelegen, mündet in den Schlund. Ein Komplex einzelliger Drüsen.

System II, im Kopf gelegen. Azinöse Drüse.

System III, im Thorax gelegen, mündet zugleich mit System II an der Zungenwurzel.

System IV, an der Basis der dorsalen Mandibelwand gelegen. Ein zartes Drüsensäckchen, dessen Ausführgang je an der Einlenkung der Mandibeln sich öffnet.

System V fehlt den Honigbienen, wurde bei Bombus und anderen gefunden. Das unpaare Organ, aus einzelligen Drüsen bestehend, mündet zugleich mit System II und III.

[1]) = Vorderseite. Auch bei sozialen Wespen wird (ausschließlich) die Vorderfläche des Löffels mit Flüssigkeit benetzt (Demoll, Reinhard, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 92, 1909, S. 187.

[2]) Diese Erfahrung Breithaupts widerlegt auch die Annahme Wolffs, die Zentralrinne sei nur da, um unmittelbar beim Eintauchen der Zunge eine kleine Menge Flüssigkeit zu einem oben gelegenen Geschmacksorgan zu leiten (Wolff, S. 77).

[3]) Will, F., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 22, 1885, S. 674, spez. auf S. 701. Vgl. Taf. 27, Fig. 15. Auch Kräpelin, K., Zool. Anz. Jahrg. 5, 1882, S. 575.

[4]) Schiemenz, Paulus, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 38, 1883, S. 71; vgl. auch Packard, Textbook.

Hierzu würden nach neueren Untersuchungen noch bei Arbeiterinnen und Drohnen der Honigbiene ein Paar innerer Mandibeldrüsen und ein Paar Sublingualdrüsen zu rechnen sein [1]). Daß diese Vielgestalt die physiologische Untersuchung und vor allem die Lokalisation der Funktionen auf die einzelnen Systeme sehr erschwert, ist klar. Unsere physiologische Kenntnis der Drüsen ist daher sehr mangelhaft.

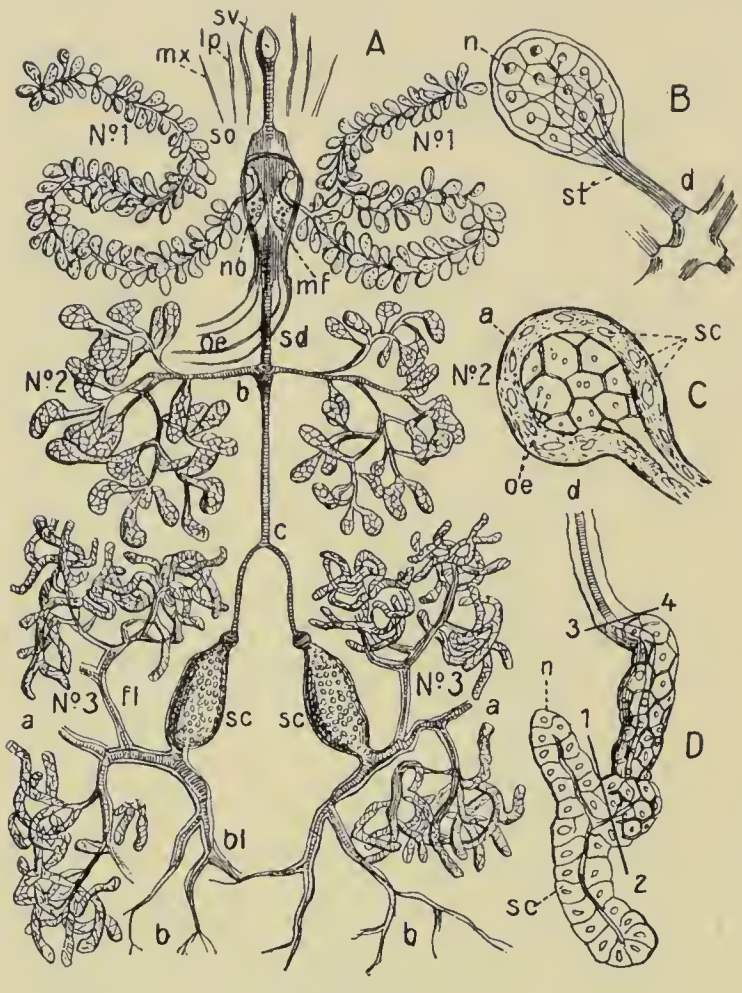


Fig. 248.

Speicheldrüsen der Honigbiene, A System 1—3, 15fach vergr. sv Verschluß des Ausführganges von Syst. 2 und 3 an der Basis der Zunge, lp Lippentaster, mx Maxille, so Mündung von Syst. 1 auf dem Hypopharynx, no Sinnesorgane (Geschmack?), oe Ösophagus, sd Speichelgang, b Vereinigung der Ausführgänge von Syst. 2, c Vereinigung der Ausführgänge von Syst. 3, sc Speichelreservoirs, fl vorderer Lappen, bl hinterer Lappen von System 3, a der Ausführgang mit Spiralfaden. B Einzelner Acinus von Syst. 1, 70fach vergr. n Kern, st Ausführgang, d Sammelgang. C Einzelner Acinus von System 2. a Membrana propria, sc Drüsenzellen. D Ende eines Drüsenschlauches von System 3, vor 1—2 und hinter 3—4 sagittal aufgeschnitten. d Speichelgang, sc Drüsenzelle, n Kern (nach Cheshire aus Packard).

β) Physiologie der Drüsen.

αα) System II und III. Wir kennen die Drüsen schon und wissen, daß ihre Funktion mit dem Saugakte in Zusammenhang steht. Der Protractor linguae setzt an die Endampulle des gemeinsamen Speichelganges an und erweitert ihn, wenn er die Zunge zum Ausstrecken bringt. Hierdurch aber tritt Speichel aus der Drüse (durch Saugwirkung) in die Ampulle und von da an die Zunge selbst, die er benetzt. Aber es scheint dieser Speichel bei der Ernährung noch eine weitere Rolle zu spielen. Einmal dürfte er, auf Nervenreiz hin, reichlicher ergossen, den eingetrockneten Zucker in Breithaupts beschriebenem Versuch auflösen. Und endlich meint Wolff (S. 42), daß beim Nektarsaugen der Speichel sich nicht nur mit dem schon aufgenommenen Nektar, sondern auch mit demjenigen vermischt, der sich noch in der Blüte befindet: Blüten, die von Bienen besucht worden sind, nehmen einen eigentümlichen (Honig-) Geruch von den Bienen an.

[1]) Bordas, L., C. R. Acad. Sc. Paris T. 119, 1894, p. 368, 483, 693; Ann. Sc. nat. Zool. T. 19, 1894, p. 1. Auch bei Andrena findet Henneguy (Les Insectes. Paris, Masson, 1904) sechs paarige und eine unpaare Speicheldrüse.

Es scheint, daß dem Speichel die Rolle zufällt, den Rohrzucker des Nektars zu invertieren und zwar dürfte speziell System III (im Thorax gelegen) diese Aufgabe haben[1]). Außerdem ist die, dem Honig nachweislich beigemengte Ameisensäure kein Sekret der Giftdrüse, sondern sie entstammt unseren Speicheldrüsen. v. Planta zeigte die Anwesenheit von Ameisensäure im Extrakt von Kopf und Brust von Bienen[1]) (v. Planta, Schweiz. Bienenztg. 1893, Nr. 5 u. 6).

Nachweis von Invertase im Speichel. Erlenmeyer und v. Planta[2]) extrahieren 152 Köpfe von Arbeitsbienen und finden, daß der Extrakt Rohrzucker innerhalb 12 Stunden invertiert. Axenfeld[3]) findet Invertin im Honig und im Darm, vornehmlich im Vorderdarm mit Ausschluß des Honigmagens. Es stammt also möglicherweise auch aus den Speicheldrüsen. Das Ferment wirkt schwach auf Stärke (geringe Mengen von Amylase neben Invertase) und sehr kräftig auf Rohrzucker; die Wirkung kann schon in fünf Minuten nachgewiesen werden. Aus den Versuchen ergibt sich aber nicht, welches System von Drüsen das Ferment liefert. Nur die oben erwähnten anatomischen Tatsachen sprechen zugunsten der Annahme, daß System III das Ferment produziert, da man auch System II von dieser Funktion hat ausschließen können:

System II (wie gesagt im Kopfe gelegen und mit III zusammen mündend), soll nach Schönfeld (l. c.) und Schiemenz[4]) ein ölartiges Sekret liefern (Fettflecken auf Papier hinterlassend), berufen das Verkleben der Haare des Rüssels mit Honig zu verhindern. Dieses Sekret soll alkalisch reagieren (Schiemenz), während der Speichel, der dem Nektar bei der Honigbereitung beigemengt wird (wir nehmen also an, System III entstammend), sauer sein muß, da aus neutraler Zuckerlösung sauer reagierender Honig gemacht wird (Schönfeld)[5]).

$\beta\beta$) System I. Wir hörten, daß der Pollen durch Kauen und Einspeicheln in der Mundhöhle zu Bienenbrot gemacht wird, in welchem sich, im Gegensatz zu Pollen, Verdauungsprodukte wie „Pepton" und Invertzucker finden. Es wird angenommen, daß diese Vorverdauung durch den Speichel von System I, während des Kauaktes zwischen den Mandibeln stattfindet (Schönfeld). Die Ausführgänge der im Schlunde („tief unten im Munde", Schiemenz) mündenden Drüsen verlaufen ja in der Nähe der Mandibelschließmuskeln. Schönfeld meint, daß daher durch den Kauakt der Speichel veranlaßt wird, sich zu ergießen; das Sekret verbreitet sich über die ganze Mundhöhle. Die Drüse findet sich unter den Bienen nur bei den Arbeiterinnen. Da nur diese rohe Pollen kauen (zur Bienenbrotbereitung), so ist das Fehlen der Drüsen bei den Geschlechtstieren neben ihrer Lage bei den Arbeiterinnen, ein wichtiges Argument zugunsten unserer Annahme: Speicheldrüse System I liefert ein Sekret, berufen den Pollen beim Kauen durch die Arbeiterinnen zu Bienenbrot vorzuverdauen. Die Geschlechtstiere, jedenfalls aber die Drohnen, können rohen Pollen, den

[1]) Schönfeld, P., Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg i. B. und Leipzig, P. Wätzel. 1897.

[2]) Erlenmeyer und v. Planta, Nördl. Bienenztg. 1879. S. 157. Bestätigt durch Petersen, Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121 (auf S. 142).

[3]) Axenfeld, Zentralbl. Physiol. Bd. 17, 1904, S. 268.

[4]) Schiemenz, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 38, 1883, S. 71.

[5]) Schiemenz erklärt das Sekret freilich für schwach alkalisch bis neutral. Bei Bombus, Osmia a. u. soll das unpaare System V, das an gleicher Stelle wie System II und III mündet, auch eine Schmierdrüse sein (ohne große Bedeutung).

man dem verfütterten Honig beimengt, überhaupt nicht verdauen. Man findet ihn mit ungesprengter Hülle im Enddarm.

Das Sekret soll (nach Schiemenz, S. 89 und Schönfeld [1]) stark sauer sein. Jede Drüsenzelle von System I ist nach Schiemenz (l. c., S. 88) mit einem eigenen Ausführkanälchen versehen. Demnach dürfte der Sekretionstyp sein: Verflüssigung der Sekretkörnchen in der Zelle, Abfuhr durch das Kanälchen, jedenfalls aber keine Seketion mit Zellzerfall, wie Fischer und v. Siebold meinten.

γγ) System IV. Das System I sollte nach Schiemenz die Drüse sein, deren Sekret den Futtersaft liefert. So mußte sich Schiemenz nach einer anderen Drüse umsehen, berufen den Pollen vorzuverdauen. Er schreibt diese Funktion daher System IV zu. Wir hörten, daß dieses in Form je eines Säckchens an der Innenseite der Oberkiefer liegt und an deren Gelenk mündet. Aus der kleinen ungefähr ovalen Mündung dringt eine intensiv riechende, stark saure Flüssigkeit (Schiemenz, S. 102). Diese Drüse findet sich nicht nur bei Arbeitsbienen, sondern auch, und sogar stärker ausgebildet, bei der Königin, kleiner, wohl „in Rückbildung“ begriffen, bei den Drohnen.

Das Argument Schiemenz' als sei System I eine Art Milchdrüse, dürfen wir als widerlegt betrachten, da wir ja hörten, daß der Futtersaft kein Drüsensekret, sondern Chymus ist[2]). So bleibt die Bedeutung der Speicheldrüse IV rätselhaft. Macht man, gegen ihre Verwendung bei der Brotbereitung, ihr Vorkommen bei der Königin geltend, so darf man ihr auch keine Rolle bei der Wachsknetung (zwischen den Mandibeln) zuschreiben [3]).

Auch die Drüsenzellen, welche das Säckchen von System IV bilden, sind je mit kleinen Ausführkanälchen versehen, welche die Chitinintima durchbohren. So dürfte der „trübkörnige“ Inhalt der Zellen, soweit er Sekret ist, sich im wesentlichen schon in der Zelle lösen, und, ohne die Existenz der Zellen zu gefährden, in das Lumen des Säckchens gelangen (vgl. Schiemenz, l. c., auch Taf. 6, Fig. B).

b) Die Speicheldrüsen der Ameisen.

α) Der Bau der Speicheldrüsen (Fig. 249). Noch viel weniger wissen wir über die Bedeutung der Speicheldrüsen bei den Ameisen, bei denen sie übrigens auch sehr ansehnlich entwickelt sind. Wir unterscheiden Mandibular-, Maxillar- und Unterlippenspeicheldrüsen, so daß jedes Mundextremitätenpaar seine paarige Speicheldrüse besitzt. Die „mäch-

---

[1]) Schönfeld veranlaßt Bienen blaues Lackmuspapier zu benagen, die hierbei mit Speichel benetzten Ränder färben sich rot. Langer, Arch. Hyg Bd. 21, 1909 (n. Petersen) findet im Honig eine Protease. Dieser Befund dürfte ein Beleg sein für die Annahme einer proteolytischen Wirkung des Speichels.

[2]) Es sei aber daran erinnert, daß Petersen (Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121), S. 136, sowie Zander (Handbuch) glauben, der Mitteldarminhalt könne nicht erbrochen werden, da er in der sog. peritrophischen Membran eingeschlossen sei etc. In diesem Falle wäre die Deutung Schiemenz' nicht als widerlegt zu betrachten.

[3]) In der Tat scheint das Wachs bei der Verarbeitung durch die Mandibeln verändert zu werden. Gegen Dönhoff, Eichstätter Bienenztg. 1855, S. 248 fanden Erlenmeyer und v. Planta, daß die frischen Wachsblättchen 0,5977 % N aufweisen, gekautes Wachs aber 0,95 % N enthält. Schönfeld schiebt diesen Mehrstickstoff auf ein Drüsensekret, und zwar wahrscheinlich von System I. Wolff hielt IV gar für eine „Riechschleimdrüse“.

tigen" Oberkieferdrüsen sind mit einem Reservoir versehen, das an der Basis der Oberkiefer mündet. Unterkieferdrüsen sind lediglich eine Gruppe einzelliger Drüsen, deren Ausführgänge zu Büscheln vereinigt,

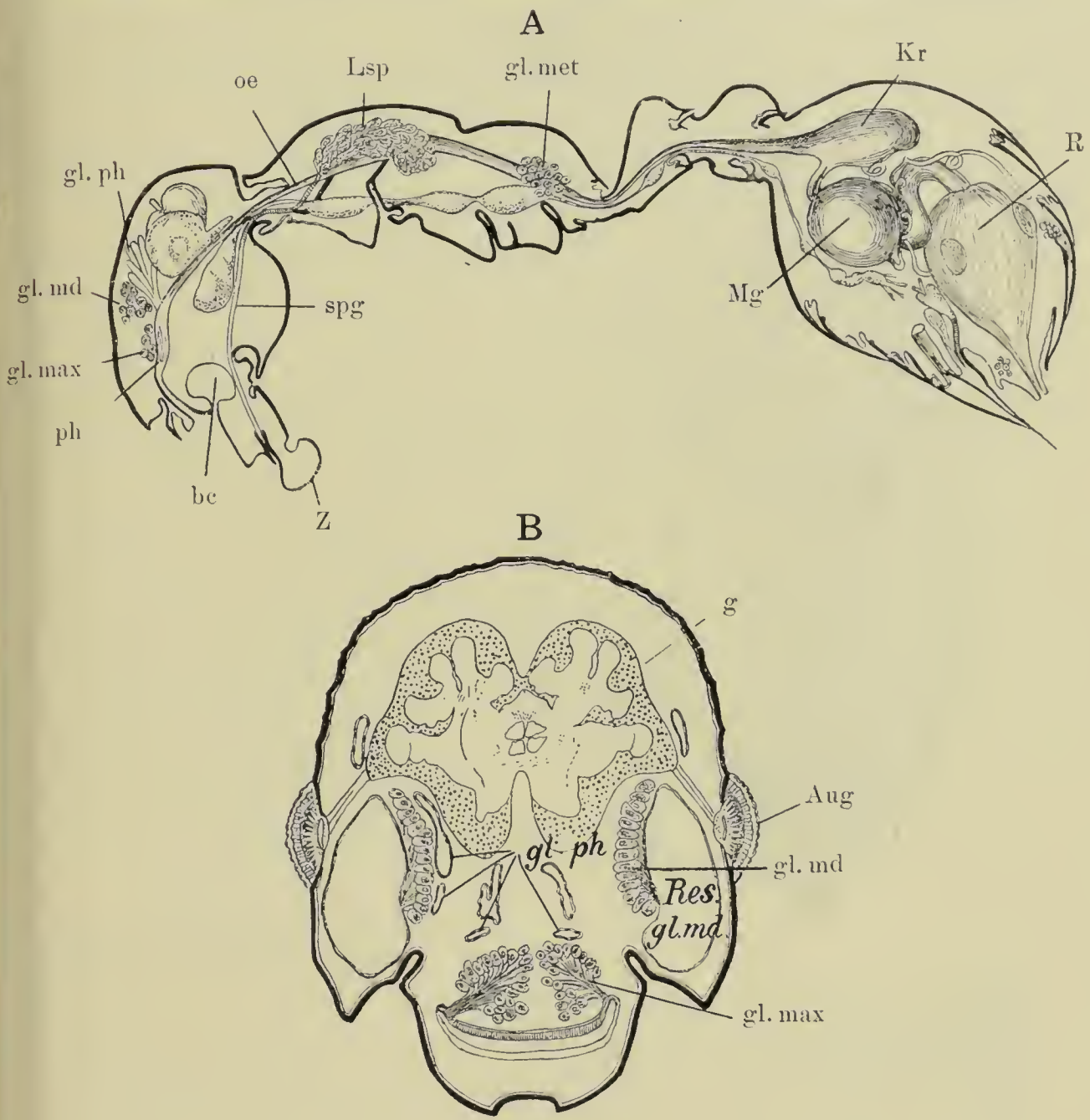


Fig. 249.

A Längsschnitt durch eine Ameise (Myrmica rubra). Z Zunge, bc Infrabuccaltasche, ph Pharynx, spg Ausführgang der Lippenspeicheldrüse (Lsp), gl. max Maxillarspeicheldrüse, gl. md Mandibularspeicheldrüse, gl. ph Pharyngealspeicheldrüse, oe Ösophagus, gl. met Metathorakaldrüse, Kr Kropf, Mg Magen, R Rektum. B Frontalschnitt durch den Kopf von Myrmica. Bezeichnungen wie in A. Aug Auge, Res. gl. md Reservoir der Glandula mandibularis, g Gehirn (nach Janet aus Biedermann).

in die vordere Partie der Mundhöhle münden. Die eigentlichen Unterlippendrüsen liegen in der Brustregion. Die ziemlich umfangreiche Drüse ist paarig und nach dem azinösen Typ gebaut und liegt dem Ösophagus dorsal und seitlich an. Die Ausführgänge vereinigen sich und der unpaare Speichelgang mündet zwischen Unterlippe und Hypopharynx.

Drüsenartige paarige Ausstülpungen des Ösophagus, unmittelbar hinter dem Pharynx, führen den Namen Pharyngealdrüsen. Alle diese Drüsen, bis auf die im Thorax gelegene Unterlippendrüse, finden sich im Kopf.

β) Physiologie. „Was die physiologische und biologische Bedeutung der Mund- und Pharynxdrüsen betrifft, so sind wir darüber noch schlecht unterrichtet. Wir können nur Vermutungen äußern. Für die Verdauung dürften ihrer Lage nach nur die Maxillar- und vor allem die Pharyngealdrüsen in Betracht kommen, da ja nur diese in das Lumen des Vorderdarms münden[1]). Die Mandibulardrüse liefert höchstwahrscheinlich den Kitt und den Mörtel zum Bauen; wir schließen dies daraus, daß bei den kartonfabrizierenden Ameisen (Lasius fuliginosus), welche des Zementes in besonderem Maße bedürfen, die fraglichen Drüsen besonders gut entwickelt sind (Meinert. Forel). Und was endlich die Labialdrüse betrifft, so dürfte diese wohl bei der Brutpflege eine Rolle spielen“ (Escherich)[2]).

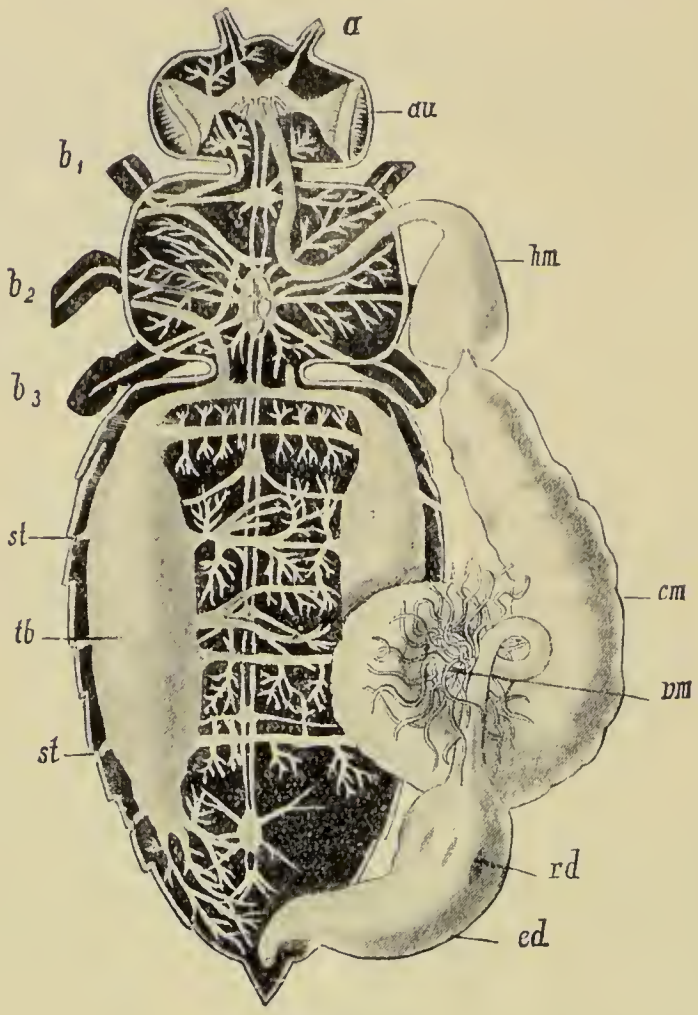


Fig. 250.

Nerven-, Tracheen- und Verdauungssystem der Honigbiene (nach Leuckart). Die feinen Verästelungen des Tracheensystems sind nicht dargestellt, das Tracheensystem auf der rechten Seite der Figur nur teilweise gezeichnet. au Facettenauge, a Antenne, b_1. b_2, b_3 die 3 Beinpaare, tb der zu einer großen Blase angeschwollene Teil des Trachcenlängsstammes, st Stigmen, hm Honigmagen, cm Chylusmagen, vm Malpighische Gefäße, rd Rektaldrüsen, ed Enddarm (aus Biedermann).

3. Kropf und Kaumagen der sozialen Hymenopteren.

Durch die Peristaltik von Pharynx und Ösophagus gelangt auch bei den Hymenopteren die Nahrung in eine, im Abdomen gelegene Erweiterung des Vorderdarms, den Kropf (Fig. 249 A, kr), bei den Bienen Honigmagen genannt (Fig. 250, hm). Ihm folgt ein Teil, der dem Kaumagen der anderen Insekten zu analogisieren ist, der „Zwischendarm“.

---

[1]) Bei den Bienen konnten wir es wahrscheinlich machen, daß die Unterlippendrüsen (II und III, jedenfalls III), obwohl auch sie nicht in das Lumen des Vorderdarms münden, recht wohl an der Verdauung teilnehmen!

[2]) Escherich, K., Die Ameise. Braunschweig, F. Vieweg & Sohn, 1906, S. 25.

Fig. 251 A.

Längsschnitt durch den Zwischendarm, sowie durch einen Teil des Honigmagens und des Mitteldarms von Apis mellifica (nach Schiemenz).

I. Teile des Honigmagens:

io Intima, zv Epithel, qv Ringmuskeln, lv Längsmuskeln.

II. Teile des Zwischendarmes.

A. Teile des Verschlußkopfes: b Borsten, i Chitinintima, z Epithel, l Längsmuskeln, q Ringmuskeln, h Übergangsmembran zwischen den Klappen des Verschlußkopfes und dem Honigmagen, (n_1 und n_2 Löcher zwischen den Klappen), a Ansatz der Längsmuskeln.

B. Teile des Halses: it Intima, z_1 Epithel.

C. Teile des Zapfens: p Membrana propria, z_2 Epithel, it_1 und g Chitinintima.

III. Teile des Mitteldarmes:

rs Ringsehne der Propria, qc Ringmuskeln, lc Längsmuskeln, pc Propria, ic Intima, zc Epithel, u Grundzellen der Epitheleinbuchtungen, t Randzellen der Epithelvorsprünge, r Zwischenmembran, bi Bindegewebsfasern.

a) Bau und Funktion des Honig- und Kaumagens bei den **Bienen** (Figg. 251, 252).

Der Honigmagen ist eine sehr dehnbare Erweiterung des Vorderdarms; im leeren Zustande ist seine Wand in Falten gelegt. Eine sekretive Tätigkeit scheint ihm abzugehen [1]). Äußerlich ist der Honigmagen mit dem Mitteldarm durch ein kurzes halsartiges Verbindungsstück verbunden, welches freilich das Analogon vom Kaumagen nur zum kleinen Teil enthält: Zapfenförmig ragt ein vorderer Teil dieses Organs in den Honigmagen, ein hinterer Teil in gleicher Weise in den Mitteldarm. Den in den Honigmagen ragenden Teil nennen wir „Verschlußkopf“ (b—a), das äußerlich erkennbare Verbindungsstück ist der „Hals“ (a—it); in den Mitteldarm ragt der Zapfen (it—g). Der wichtigste Teil ist der Verschlußkopf: ein Zapfen, etwa vergleichbar der Portio vaginalis des Uterus, dessen muskulöse Wände durch vier Längswülste derart verdickt werden, daß das Lumen des Organs Kreuzform hat. Diese vier Längswülste entsprechen also den sechs Hauptwülsten (Zähnen) im Kaumagen, etwa der Orthopteren. Der vordere Teil der Wülste springt klappenartig vor und ist mit Reusenhaaren (b) besetzt; nach hinten gehen die Wülste in einfache Längsfalten über (Fig. 252 f), die im „Hals“ schließlich so verflachen, daß dessen Querschnitt rund erscheint [2]).

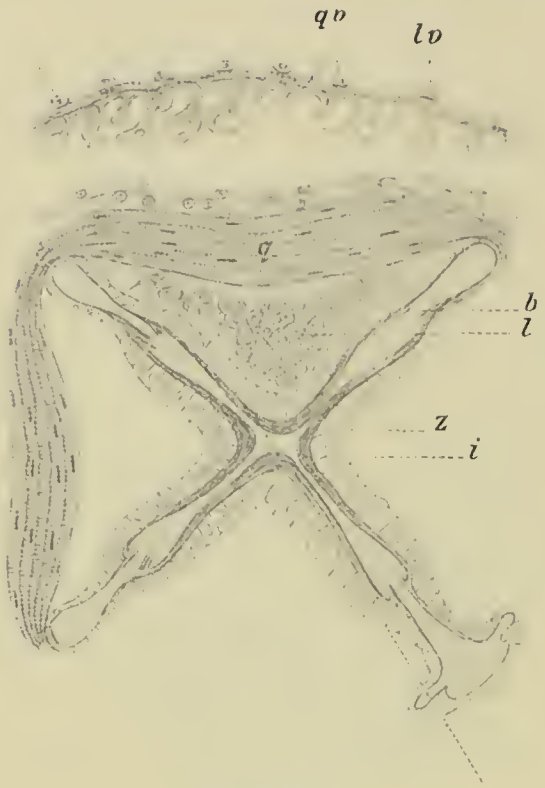


Fig. 251 B.

Querschnitt durch den Verschlußkopf von Apis mellifica (in der Richtung der linken Pfeile in Fig. A). Bezeichnungen wie in A. (nach Schiemenz).

α) Der Verschlußkopf als Mund („Magenmund“) für die individuelle Ernährung der Biene.

Die Hauptaufgabe der Wülste ist offenbar, den Übergang vom Kropf zum Mitteldarm nach Bedarf zu öffnen und zu schließen (Schönfeld nennt daher den Verschlußkopf „Magenmund“). Die Wülste sind mit einem besonderen Mechanismus versehen, der ihr Klaffen bedingt: Längsmuskeln legen sich über das, in der Mitte ihrer Längenausdehnung, verdickte Epithel der Wülste dergestalt, daß die Muskeln einen Bogen nach außen beschreiben. Verkürzen sie sich, so müssen sie den einzigen beweglichen Teil, das freie Wulstende im Honigmagen (die „Klappe“), von innen nach außen bewegen: der Mund klafft. Chitin sorgt dafür, daß in der Tat nur dieses Ende sich (im dargetanen Sinne) bewegen kann (Schönfeld).

---

[1]) Schiemenz, Paulus, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 38, 1883, S. 71.

[2]) Anatomie n. Schiemenz, l. c.; Dufour, L., Mémoires présentés par divers savants à l'académie des sciences de l'Institut de France. Sc. math. physiques T. 7; Schönfeld, P., Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt., 1886, S. 451; Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg u. Leipzig, P. Wätzel, 1897.

Dieser Verschluß hat nun eine ganz eigenartige Funktion. Er ist, um mit Schönfeld zu reden, der Mund, mit dem die Biene individuell recht eigentlich erst frißt. Was sie an Honig im Honigmagen hat, bringt ihr keinen Nutzen; es wird aufbewahrt, in vielen Fällen, als Vorrat oder Futter für Nestgenossen, wieder erbrochen. Soll die Bienenarbeiterin aber individuell Nahrung zum eigenen Gebrauche aufnehmen, so ist das die Aufgabe des Magenmundes, der „willkürlich", wie Schönfeld sagt, also nach Bedarf, aus dem Honigmagen frißt. Im Winter sitzen die Bienen dicht zusammen, einen Knäuel bildend, um sich vor der Kälte zu schützen, nur von Zeit zu Zeit gelangt jedes Individuum an die Peripherie dieses Knäuels und kann dann aus den Wabenzellen Honig holen. Sie nimmt dann Vorrat in den Honigmagen, aus dem dann, im Laufe der übrigen Zeit, der Magenmund nach Bedarf zehrt.

β) Das Vorstoßen des Verschlußkopfes; Übergang von Pollen aus dem Ösophagus in den Mitteldarm, und von Futtersaft aus dem Mitteldarm in den Ösophagus. Der „Zapfen".

Pollen soll nach Möglichkeit nicht in den Honigmagen gelangen. Dies zu verhindern ist wiederum der „Magenmund" berufen. Es kann nämlich der ganze „Verschlußkopf", mitsamt dem, ihn umgebenden Boden des Honigmagens vorgezogen werden, durch die Wirkung besonderer Muskulatur, bis der Magenmund den Ösophagus erreicht, wo der Pollen unmittelbar aufgenommen wird (Fig. 253). Füttert man eine ausgehungerte Biene mit reinem Pollen und eröffnet sie unmittelbar nach der Aufnahme, so findet man den Pollen niemals im Honigmagen, stets im Mitteldarm. Hier wird er nun zur individuellen Ernährung verwandt, oder als „Futtersaft" für die Brut vorverdaut. Im letzteren Falle wird er wieder erbrochen, wobei wiederum der Magenmund sich an den Ösophagus legt, damit der Chymus unter Umgehung des Honigmagens in die Zellen der Brut erbrochen werden kann.

Fig. 252.

Eine Klappe und Lücke des Verschlußkopfes von Apis mellifica. S Scheitel, w seitliche Eckpunkte, f Fortsatz, b Borsten, h den Klappen seitlich ansitzende Membranen, n Lücken zwischen den Klappen, bei a aufhörend, m_1 und m_2 in die Lücken vorspringende Wülste. (Nach Schiemenz.)

Der „Zapfen" (in den Mitteldarm ragender Teil des ganzen Organs), dient in der normalen zurückgezogenen Lage, Rückstauung des im Mitteldarm befindlichen Futters nach dem Vorderdarm zu hindern. Beim Vorstoß des Magenmundes aber wird die Falte, die der Zapfen mit dem Mitteldarm bildet, glatt gezogen, wie wenn man einen eingestülpten Handschuhfinger wieder in seine normale Lage bringt. Das hat zweierlei zu bedeuten: 1. Erfolgt der Vorstoß des Organs ohne den Mitteldarm in Mitleidenschaft zu ziehen, 2. ist nunmehr der Zapfen für Erbrochenes durchgänglich. Diese Vorgänge konnte Schönfeld natürlich nur am ausgeschnittenen Organ unter dem Mikroskop beobachten, doch wird die Beobachtung auch durch die Tatsache gestützt, daß so gut wie von reinem Pollen, der Honig-

magen der, die Brut fütternden Arbeiterinnen, stets frei von Futtersaft ist, obwohl dieser ja aus dem Mitteldarm stammt[1]).

γ) Scheidung von Honig und Pollen.

Eine weitere Funktion soll dem Magenmund nach Cheshire[2]) zukommen: den Honig, der in der Blüte (Compositen u. a.) zugleich mit viel Pollen aufgenommen wurde, tunlichst von diesem Pollen zu scheiden. Die Hauptphasen dieser Leistung sind: Eintritt des Pollens mit dem Nektar aus dem Honigmagen in den geöffneten Magenmund. Der Magenmund schließt sich und treibt die Flüssigkeit (offenbar bei geschlossenem Hals oder Zapfen) in den Honigmagen zurück, während der Pollen größtenteils an den Borsten (Fig. 251, b) hängen bleibt. Diese Bewegung

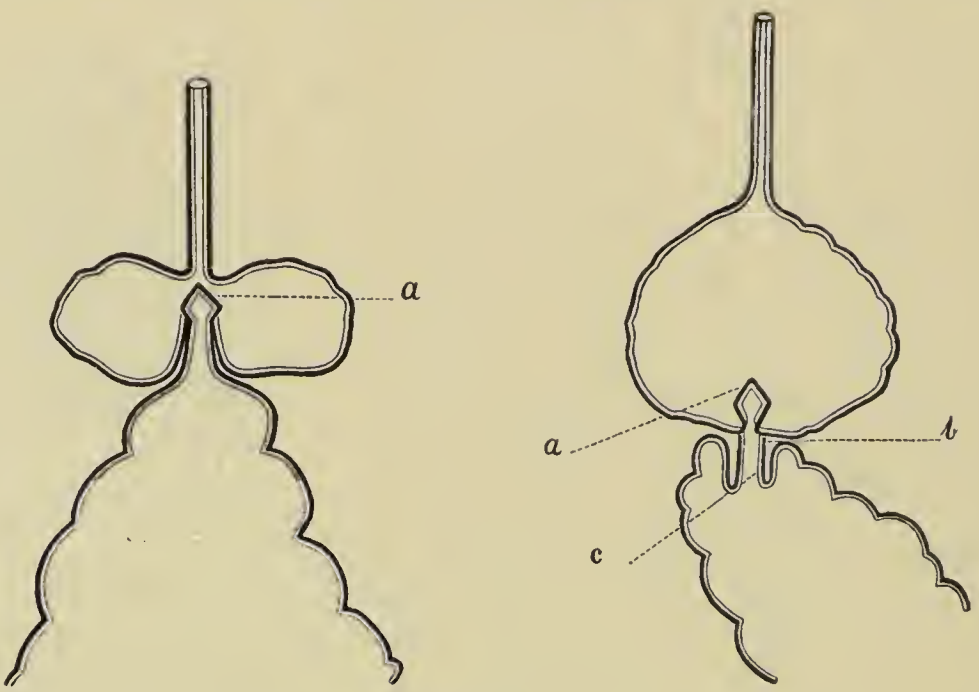


Fig. 253.

Schema der Art, wie der Magenmund a derart vorgestreckt werden kann, daß er sich unmittelbar an die Mündung des Ösophagus in den Honigmagen anlegt (Durchtritt des Pollens unmittelbar aus dem Ösophagus in den Mitteldarm und des „Futtersaftes“ aus dem Mitteldarm in den Ösophagus, je unter Umgehung des Honigmagens). b Hals. c Zapfen, letzterer zu kurz gezeichnet. (Nach Schönfeld.)

wiederholt sich sehr oft, so daß eine große Menge Pollen in den Mitteldarm gerettet werden kann[3]).

[1]) Zander hält den Zapfen (den „Ventiltrichter“) für eine Einrichtung, die jeden Rücktritt von Mitteldarminhalt nach dem Munde zu unmöglich macht (daher könne auch der Futtersaft kein Chymus sein). Die Auffassung von Schönfeld (Fig. 253) diskutiert Zander nicht; allein seine Figuren sind recht wohl angetan, einigen Zweifel daran zu erwecken, daß Schönfeld recht hat. Der Zapfen ist viel länger als Schönfeld ihn zeichnet (siehe auch unsere Fig. 251 A) und es ist nicht ohne weiteres zu erkennen, wie die ihn bildende Falte beim Vorstoß des „Magenmundes“ hinlänglich verstreichen kann, um den Chymus hindurchzulassen. Man beachte aber, daß bei den Mücken eine ähnliche Evagination des Zapfens tatsächlich vorkommt. Zander, Der Bau der Biene, Stuttgart, Ulmer 1911; Metzer, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 96, 1910.

[2]) Cheshire, Frank R., Bees and Bee-keeping London 1886.

[3]) Bei Wespen findet sich auch ein „Kaumagen“ mit vier Wülsten, deren rhythmisches sich öffnen und schließen, auf Grund ähnlicher Muskelmechanik, wie bei den Bienen, hier, wo kein Honig gemacht wird, sicherlich dem Durchwalken der in Verdauung befindlichen Nahrung etc., wie bei anderen Insekten, dient (Bordas, L., Zeitschr. wiss. Insektenbiol. Bd. 10 (N. F. Bd. 1), 1905, S. 325, 361, 415).

b) Der Kropf und seine Verschlußeinrichtung („Kaumagen") bei den **Ameisen.** Ähnlich, wenn auch einfacher liegen die Dinge bei den Ameisen. Ihr Kropf wird von Forel treffend „sozialer Magen" genannt; er nimmt die geleckte Flüssigkeit auf, und in ihm bleibt sie vorab, um an Nestgenossen und Brut, wie dargetan, verfüttert zu werden. Auch hier ist der Kropf mit dem blasenförmigen Mitteldarm, durch ein vierwülstiges Analogon des Kaumagens anderer Insekten verbunden, das die Bedeutung hat, einmal den Kropf nach dem Mitteldarm zu abzuschließen, dann aber nach Bedarf dem Mitteldarm aus dem Kropf Nahrung zuzuführen. All dies hat Forel[1]) durch Verfütterung von Honig, den er mit Berliner Blau gefärbt hatte, bewiesen. Eine ausgehungerte Arbeiterin von Camponotus ligniperdus fütterte neun ebenfalls ausgehungerte Genossen, ohne daß auch nur ein Tropfen des blauen Honigs in den eigenen Mitteldarm übergetreten wäre (S. 110, auch bei anderen Gattungen).

III. Saugende Insekten (Insekten mit saugenden und stechenden Mundwerkzeugen).

Bei den Bienen spielt das eigentliche Saugen nur eine untergeordnete Rolle, da ihr Rüssel nur zum Teil zu einem Rohr abgedichtet ist, in dem Flüssigkeiten

[1]) Forel, Auguste, Les Fourmis de la Suisse. Bâle, Genève, Lyon, H. Georg, 1874.

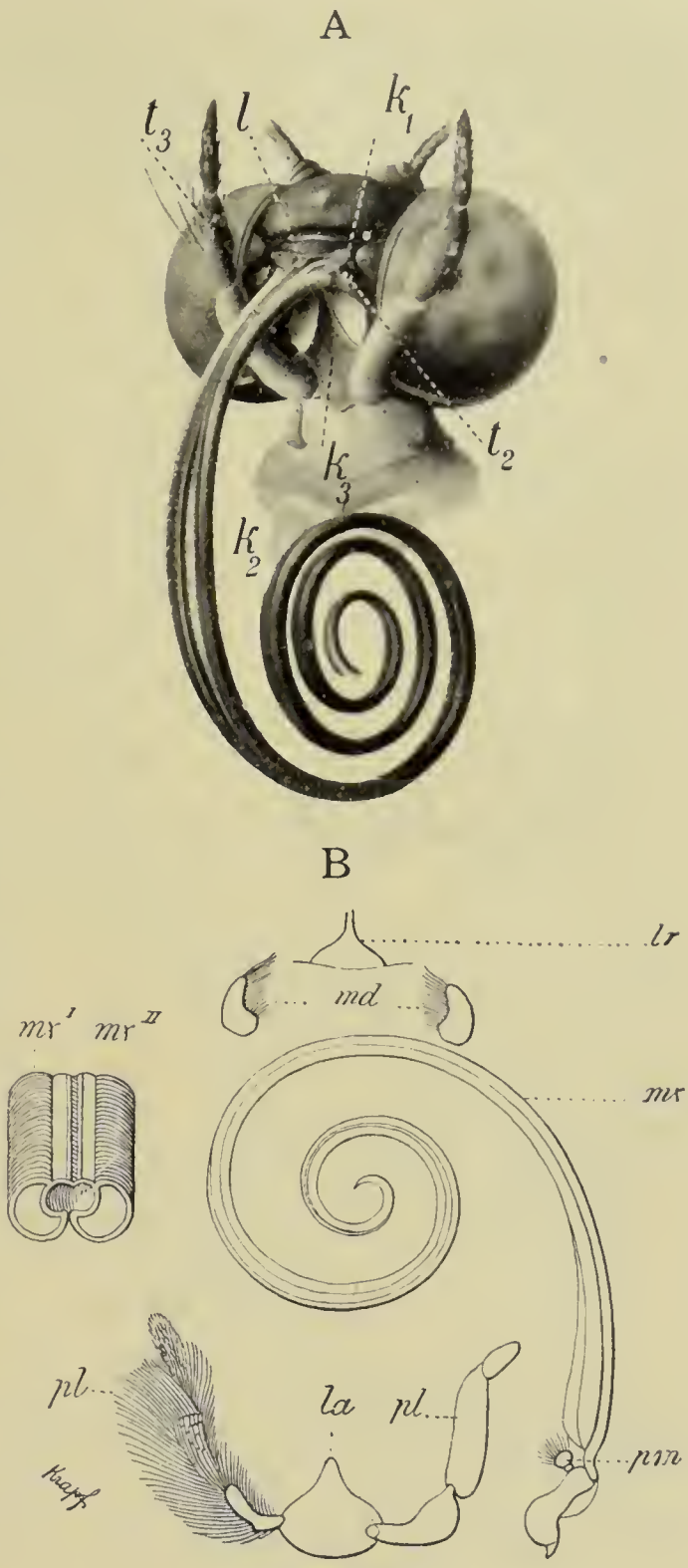


Fig. 254.

A Kopf von Pieris brassicae mit den Mundwerkzeugen. l Oberlippe, k_1 Mandibel. k_2 Maxille (Rüsselhälfte), k_3 Unterlippe, t_2 Unterkiefertaster. t_3 Unterlippentaster. (Nach Pfurtscheller.)

B Mundgliedmaßen eines Schmetterlings (nach Savigny). Anstatt der rechten Maxille ein Stück des Rüssels dargestellt, um zu zeigen, wie die linke (mx^I) und rechte Maxille (mx^{II}) sich zu einem Rohr vereinen, am rechten Palpus (pl) ist die Behaarung weggelassen. lr Oberlippe, md Mandibeln, mx Maxille, la Unterlippe, pm Palp. maxillar. (Aus Hertwig.)

durch den negativen Druck im Pharynx gehoben werden können. Vollkommener wird die Saugvorrichtung erst, wenn sie in ihrer ganzen Länge aus einem hinreichend abgedichteten Rohr besteht, das dem Tier erlaubt, kleine Flüssigkeitsmengen, sei es Nektar, sei es ein Körnchen durch eigenen Speichel gelösten Zuckers, sei es endlich Blut aus selbstgestochener Hautwunde zu saugen. Am einfachsten sind diese Vorrichtungen bei den Schmetterlingen (Fig. 254, die im Text angegebenen Bezeichnungen beziehen sich auf B):

a) Schmetterlinge.

Die Oberkiefer (md) sind verkümmert, ebenso spielen Ober- (lr) und Unterlippe (la) nur eine untergeordnete Rolle; die Unterlippe besteht nur aus einem kleinen etwa dreieckigen Stück an der Basis des eigentlichen Rüssels [1]). Dieser Rüssel ist nichts anderes als die beiden Außenladen der Unterkiefer (Maxillen mx), die je eine Halbrinne darstellen, mit halbmondförmigem Querschnitt und sich zu einem dickwandigen Rohr zusammenlegen. Wie Fig. 255 zeigt, sind die Längsspalten des Rohres durch besondere Vorrichtungen (z und h) abgedichtet. Auf gleicher Figur, die von der Spitze des Rüssels genommen ist, sieht man eigentümlich umgebildete Haare, die Breitenbach „Saftbohrer" genannt hat. Sie kommen in mannigfacher Form vor und mögen zuweilen als Tasthaare, zuweilen aber, ihrem Namen entsprechend, dazu dienen, zur Saftgewinnung Pflanzengewebe anzubohren. Der ganze Rüssel wird in der Ruhe spiralig (uhrfederartig) eingerollt, unter dem Kopfe getragen [2]). —

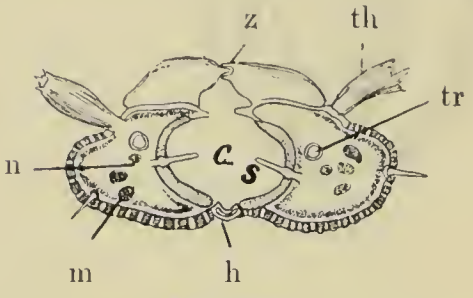


Fig. 255.

Vanessa io. Querschnitt durch den Rüssel in der Nähe der Spitze, die vertikalen Verschlußplatten der Oberseite zeigend. c Rüsselkanal, s Rinnenstifte, h unterer Verschluß, m Muskeln, n Nerv, tr Tracheen, th Saftbohrer, z Zahnverschluß. (Nach Kirbach aus Biedermann.)

b) Die nichtstechenden Fliegen.

Sehr viel komplizierter ist der Saugapparat nicht stechender Fliegen [3]) (Musca): Das eigentliche Saugrohr (Fig. 256 s) ist ein, aus zwei, durch Falz und Nute verbundenen Halbrinnen bestehendes Rohr (Kraepelin, S. 688). Die „Halbrinnen" aber sind Oberlippe (ol) und Hypopharynx (hyp.), die von der, eine tiefe Rinne bildenden Unterlippe (die ganze dickwandige, ol und hyp einschließende Rinne in der Fig.), eingescheidet werden. Die Oberkiefer fehlen, die Unterkiefer sind rudimentär. Für die Funktion des Rüssels sehr wichtig, ist ein Organ, welches an der Rüsselspitze durch die Scheide, also die Unterlippe gebildet wird. Es

---

[1]) Ausnahme: Diese Reduktionen finden sich nicht derart bei den Micropterygiden, Familie der Mikrolepidopteren.

[2]) Vgl. Kirbach, P., Zool. Anz., Jahrg. 6, 1883, p. 553 und Arch. Naturgesch. 1884. Daselbst findet sich Weiteres über den Saugakt etc.

[3]) Kräpelin, Karl, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 39, 1883, S. 683; Zool. Anz. Jahrg. 5, 1882, S. 574 (vgl. auch S. 599 Meinert). Graham-Smith G. S. Some Observations on the Anatomy and Function of the Oval Sucker of the Blowfly (Calliphora erythrocephala) Journ. Hygiene Vol. 11, 1911, p. 390. (Die Pseudotracheen bilden auf der Saugscheibe einen Filterapparat.)

sind die ein- und auseinanderklappbaren „Labellen“ (Fig. 257). Sie stellen geöffnet die „Tupfscheibe“ dar, eine Art Saugnapf, dessen Innenfläche mit Falten und eigenartigen offenen Rinnen („Pseudotracheen“) versehen ist, so daß das ganze Gebilde wie eine Art Docht wirken mag. Von den Labellen gelangt die Nahrung unmittelbar in das Saugrohr,

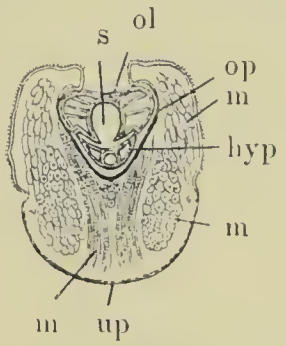


Fig. 256.

Querschnitt durch einen Fliegenrüssel. up untere Chitinplatte der Unterlippe, op obere Chitinplatte, ol Oberlippe, hyp Hypopharynx, s Saugrohr, m Muskeln. (Nach Kraepelin aus Biedermann.)

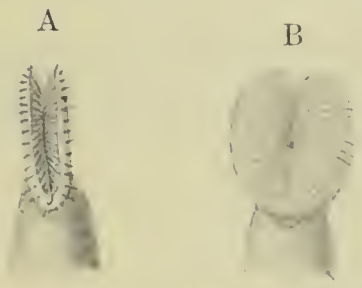


Fig. 257.

Musca. A Rüsselknopf von vorn gesehen, mit zusammengeklappten Labellenkissen (Ruhelage). B Rüsselknopf mit auseinandergeklappten, gewölbten Labellenkissen. Frontalansicht (nach Kraepelin).

von da in den, ein mächtiges Saugorgan darstellenden Pharynx, der in einem, den Rüssel tragenden kegelförmigen Kopffortsatze sich befindet; dessen Chitingerüst heißt „Fulcrum“ (Fig. 258 f). Aus festem Chitin bestehend ist der Pharynx nach demjenigen Pumpentypus gebaut, bei welchem zwei im Querschnitt halbkreisförmige Rinnen derart ein-

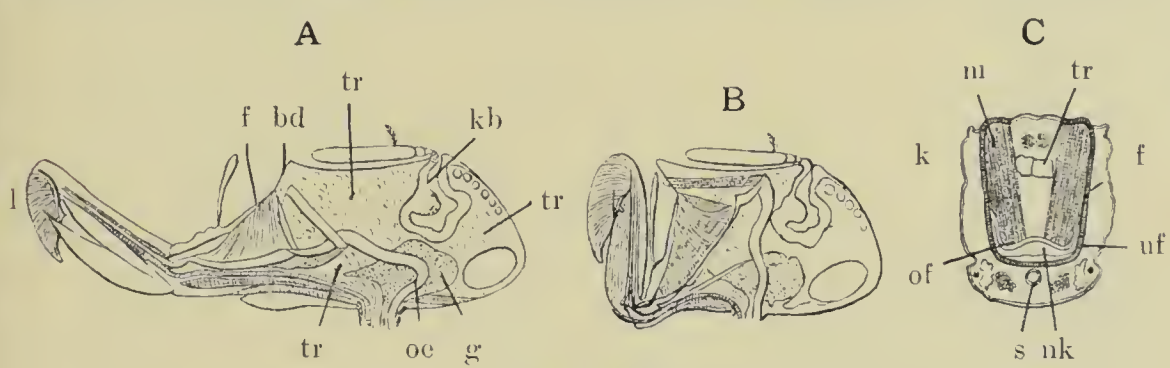


Fig. 258.

Calliphora vomitoria. A medianer Längsschnitt durch den Kopf mit gestrecktem Rüssel. f Fulcrum, bd sein Aufhängeband (tr Tracheenblasen, kb Kopfblase. g Gehirn), oe Ösophagus; wenn man ihn in den Rüssel verfolgt, so sieht man, daß er zwischen zwei Längsstäben (Rinnenhälften, schraffiert) verläuft: oben die Oberlippe, unten der Hypopharynx. In den Hypopharynx geht, aus dem Kopfe kommend, gleichfalls schraffiert, der Speichelgang über. B Längsschnitt mit zusammengeklapptem Rüssel. C Querschnitt durch den Kopfkegel (k) und das Fulcrum (f); of oberer, uf unterer Fulcrumboden, nk Nahrungskanal, m Fulcrummuskeln (Öffner), tr Tracheen (nach Kraepelin aus Biedermann).

anderliegen, daß ihre konvexen Seiten gleichermaßen nach unten gerichtet sind. Durch besondere Muskeln (m) kann die obere Chitinrinne (of) gehoben und dadurch der Nahrungskanal (nk) zwischen beiden Rinnen erweitert werden.

Der ganze Rüsselapparat kann eingezogen und ausgestreckt werden.

Von den drei Paar Speicheldrüsen liegt die mächtigste im Thorax und mündet, nachdem die Ausführgänge sich vereinigten und der ge-

meinsame Gang den Hypopharynx der Länge nach durchsetzte, auf dessen Spitze. Eine zweite Drüse liegt da, wo vorn die Unterlippe in die Labellen übergeht. Endlich sind noch am Ösophagus, hinter dem Fulcrum einzellige Drüsen vorhanden. Der Speichel der beiden ersten Systeme dürfte berufen sein, sich mit der Nahrung noch vor ihrer Aufnahme zu mischen: Das Auflösen von trockenen Substanzen, etwa Zucker, durch einen Speicheltropfen, der an der Tupffläche der Labellen erscheint, ist ja bei jeder Stubenfliege leicht zu beobachten.

Stechende Insekten: c) Die Culiciden.

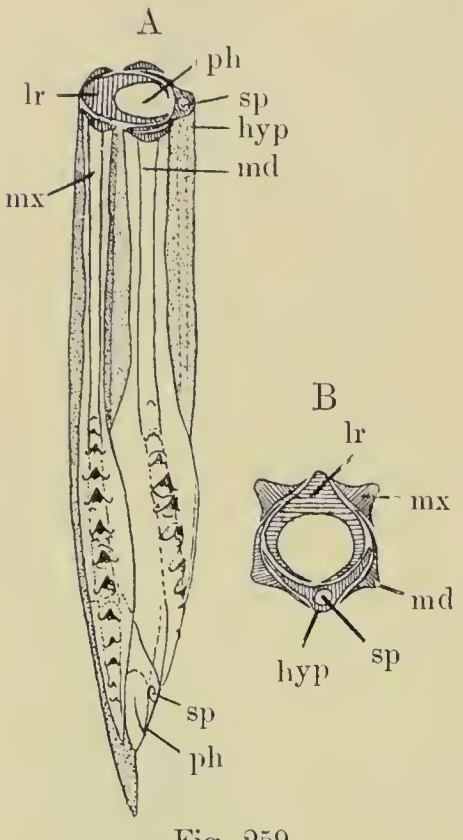


Fig. 259.

A Culex pipiens. Spitze des eigentlichen Stech- und Saugrüssels (ohne Unterlippe). B Querschnitt durch den Rüssel. lr Oberlippe, hyp Hypopharynx, mx Maxillen, md Mandibeln, ph Fortsetzung des Pharynx im Rüssel, sp Ausführgang der Speicheldrüsen (nach Schaudinn aus Biedermann).

1. Die Mundwerkzeuge. Über die Physiologie der Nahrungsaufnahme der Stechmücken sind wir, dank dem Umstande, daß zu diesen Tieren die Überträger wichtiger Krankheiten gehören und sie daher für die Forschung besonderes Interesse beanspruchen, gut unterrichtet. Zum Verständnis der (saugenden und) stechenden Mundwerkzeuge ganz allgemein, also auch der Hemipteren, auf die wir noch im besonderen zu sprechen kommen, sei folgendes vorausgeschickt. Folgende Teile sind notwendig: 1) Vorab das Saugrohr; diesem muß zuerst der Weg zu dem, zu saugenden Blute gebahnt werden: Das Saugrohr ist daher zugleich zum Stechen eingerichtet, wie die Kanüle einer Pravazschen Spritze. Es wird unterstützt durch oft gezähnte „Stechborsten" (Stilette): Sie mögen zur Erweiterung der Wunde und zum Verankern des Apparats in ihr dienen. 2) Eine Chitinnadel auf die Haut eines Säugetiers gedrückt, würde diese kaum durchbohren, sie würde seitlich ausweichen. Um dieses Ausweichen zu vermeiden, bedarf der Stechapparat einer Führung: Eine biegbare Nadel vermag auch hartes Material zu durchstechen, wenn wir die Nadel in ein Rohr einschließen, das wir auf das zu durchstechende Material aufsetzen.

3) Endlich muß neben dem Saugrohr noch ein Rohr vorhanden sein, das der Wunde in der Haut des Wirtstieres Speichel zuführt. Also: Stilette, Führung, Saugrohr und Speichelrohr werden wir bei allen diesen Stechapparaten zu erwarten haben.

α) Der Stech- und Saugrüssel mit Stiletten und Speichelgang.

Bei den Culiciden wird — man wird es nach dem, was wir über die Fliegen hörten, erraten — die „Führung" durch die Unterlippe, das Saugrohr durch Oberlippe und Hypopharynx gebildet. Das Speichelrohr

ist der unpaare Ausführgang der, im Thorax gelegenen Drüse, der den Hypopharynx durchsetzend, an seiner Spitze mündet. Hierzu kommen die Stilette, vier an der Zahl: die beiden Kieferpaare. Die Anordnung der Teile geht aus der Figur 259 hervor. Oberlippe und Hypopharynx endigen je in einer Spitze, die aus starkem (dunklerem) Chitin besteht. Die Oberlippe ragt etwas weiter vor als der Hypopharynx.

„Die beiden Maxillen verlaufen auf der dorsolateralen Seite der Oberlippe, während auf der ventrolateralen die Mandibeln sich blattartig auf den Hypopharynx lagern. Maxillen und Mandibeln sind an ihren Enden lanzettartig verbreitert, . . . auf der verdickten Mittelrippe des

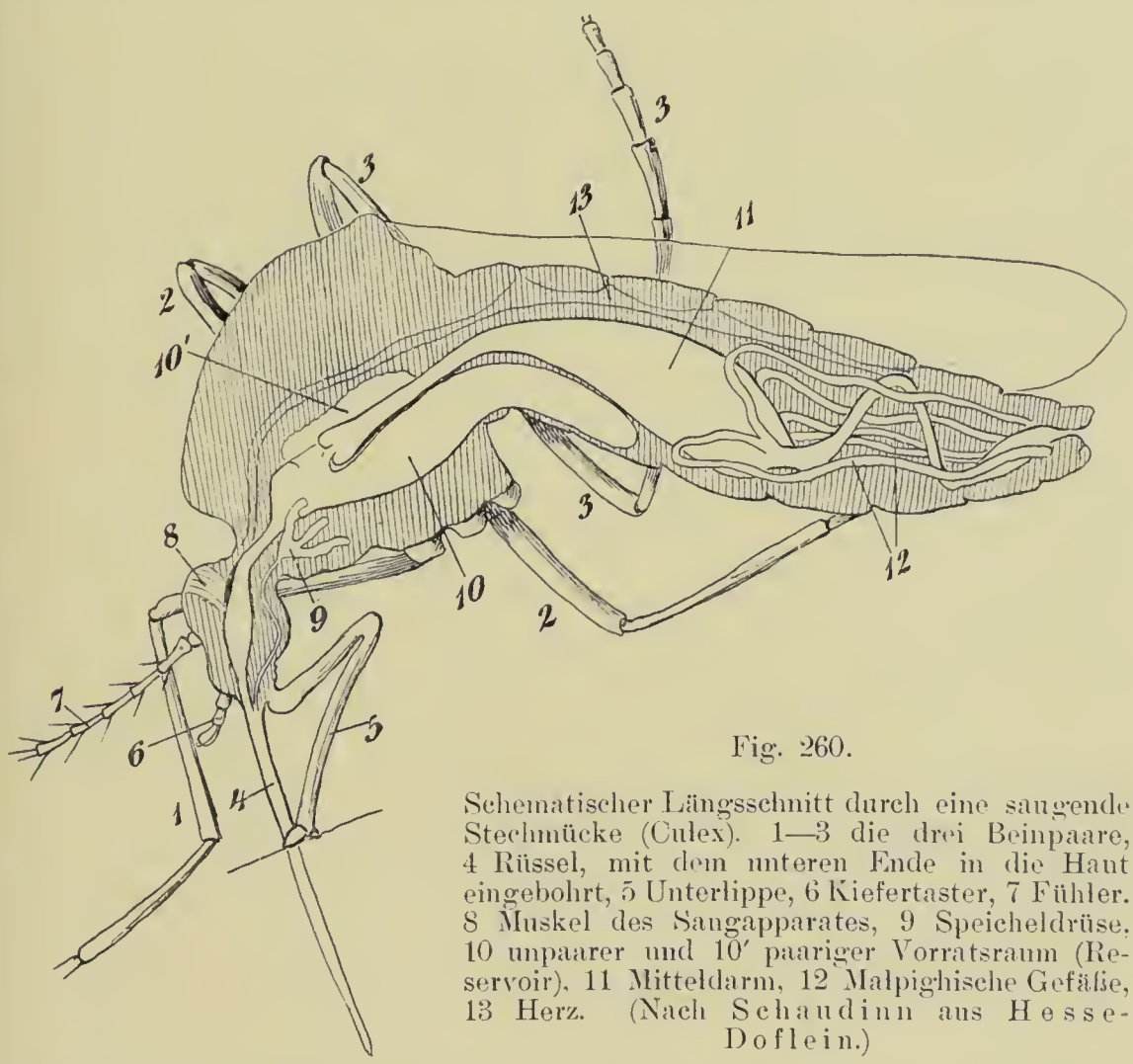


Fig. 260.

Schematischer Längsschnitt durch eine saugende Stechmücke (Culex). 1—3 die drei Beinpaare, 4 Rüssel, mit dem unteren Ende in die Haut eingebohrt, 5 Unterlippe, 6 Kiefertaster, 7 Fühler. 8 Muskel des Sangapparates, 9 Speicheldrüse, 10 unpaarer und 10′ paariger Vorratsraum (Reservoir), 11 Mitteldarm, 12 Malpighische Gefäße, 13 Herz. (Nach Schaudinn aus Hesse-Doflein.)

Lanzettblattes sitzen Widerhaken, deren Spitzen proximal (also wie bei einem Pfeile) gerichtet sind". (Schaudinn[1]) S. 409). Diese Widerhaken sollen dazu dienen, sägeartig das Einstichloch zu erweitern und beim Saugen den Apparat zu verankern.

β) Die Scheide mit den „Oliven".

Um beim Einstich diesen Apparat führen zu können, trägt die Scheide (Unterlippe) an ihrer Spitze eine Vorrichtung, die man wohl als den Labellen des Fliegenrüssels homolog wird ansehen wollen. Es ist die „Olive", eine „eichelförmig abgesetzte Verdickung, die in zwei laterale

[1]) Dies und das Folgende größtenteils nach Schaudinn, Fritz. Arb. Kais. Gesundheitsamt, Bd. 20, 1904, S. 387.

Lappen, die Halboliven und ein kürzeres medianes Zäpfchen, das Züngelchen, gespalten ist. Beim Stich dringt (wie angedeutet) die Unterlippe nicht mit in die Haut ein, sondern die Olive befestigt sich an der Einstichstelle in der Weise, daß das dicht behaarte Züngelchen fest auf die Haut gepreßt wird, während die Olivenhälften den Stechapparat umfassen". Dieser gleitet durch den Ring der Halboliven, als durch eine feste Führung im oben dargetanen Sinne (Schaudinn, S. 408) [1]). Beim Eindringen des Stechapparates biegt und knickt sich die Hülse nach hinten, so daß die Stilette vorn aus der dorsalen Rinne austreten (Fig. 260). „Beim Herausziehen des Stechapparates dürfte die elastische Röhre als Hebel funktionieren."

2. Biologie des Mückenstiches. Die weiblichen Tiere sind die eigentlichen Blutsauger. Nach Grassi [2]) (S. 106) versuchen merkwürdigerweise gelegentlich auch die Männchen zu „stechen", doch ohne Resultat: „Der Mundapparat bog sich, ohne daß er in die Haut (des Menschen) einzudringen vermochte" (Grassi). Das Weibchen scheint zur Reifung der Eier des Blutes zu bedürfen, doch sind auch die weiblichen Tiere zu ihrer Ernährung nicht auf Blut angewiesen (Grassi, l. c., Anopheles claviger): Man hat beobachtet, wie sie den Saft aus Früchten, aus unreifen Maiskolben u. a. m. saugen; auch reines Wasser, Zuckerwasser, Jauche werden aufgenommen. Die Tiere konnten mit Zuckerwasser oder Obst lange am Leben erhalten werden (bis an 70 Tage).

Unsere Mücken stechen am liebsten Säugetiere; Vögel werden aber auch nicht verschont. Schaudinn [3]) beobachtet das Stechen unter binokulärem Mikroskop (S. 417): Culex sucht die geeignete Stelle auf der Haut durch Tasten mit dem Rüssel. (Die Antennen berühren hierbei die Haut nicht.) Olivenhälfte und Züngelchen führen hierbei fortwährend lebhafte auf- und niedersteigende Bewegungen aus, „plötzlich werden sie höher emporgezogen, die Spitze der Oberlippe erscheint und sticht mit einem Ruck in eine Spalte der Oberhaut .... Allmählich dringt das Stilettbündel in die Tiefe der Haut, hierbei sieht man deutlich die Mandibeln und Maxillen rasche auf- und niedergleitende Bewegungen ausführen, die augenscheinlich dazu dienen, vermittelst der sägeartigen distalen Teile dieser Stilette die Wunden zu erweitern ... Wenn der Rüssel bis zur Hälfte oder zwei Drittel seiner Länge eingedrungen ist, tritt Ruhe in dem Stilettbündel ein."

3. Der Saugakt bei Culex pipiens. Da Oberlippe und Hypopharynx das Saugrohr bilden, so ist die Mundhöhle naturgemäß nichts, als die unmittelbare, erweiterte Fortsetzung dieses Rohres. In ihr beschreibt Schaudinn Sinnes-(Geschmacks-) Organe. Bald nach dem Austritt aus dem Schlundring erweitert sich der Pharynx zum Pumporgan [4]) (vgl. Fig. 260, 8). „Der Pharynx ist hier im Querschnitt dreieckig; dies wird bedingt durch die Einlagerung von drei dicken Chitinplatten in die Wand, die durch eingerollte, dünnhäutige, ausdehnungsfähige Wandteile verbunden sind. Diese Chitinleisten, eine dorsale und zwei ventrolaterale, dienen als Ansatz für drei kräftige Muskeln, deren andere Enden

---

[1]) Vgl. auch Grassi, B., Die Malaria, Aufl. 2. Jena, G. Fischer, 1901, S. 93 (Anopheles).

[2]) Grassi, l. c. Vgl. auch: Ricerche sui Flebotomi Mem. Soc. Ital. Sc. (3) T. 14, 1907, p. 353.

[3]) Schaudinn, Fr., Arb. Kais. Gesundheitsamt Bd. 20, 1904, S. 387.

[4]) Vgl. auch Christophers, S. R., Rep. Malaria Committee R. Soc. (4) 1901.

an dem Chitinpanzer des Kopfes (einer dorsal, zwei lateral) befestigt sind. Bei ihrer Kontraktion wird der Pharynx erweitert, es entsteht hier beim Stich ein luftverdünnter Raum, in den das Blut aus dem Rüssel eingezogen wird [1]). Hinter dem Pumporgan wird die Chitinintima des Pharynx schwächer, um so stärker beginnt sich dafür eine Ring- und Längsmuskulatur des Darmes zu entwickeln." Durch Peristaltik treibt dieser Schlundteil das Blut in den Ösophagus und seine Anhänge, auf die wir gleich zu sprechen kommen. Zwischen Pharynx und Ösophagus befindet sich eine sphinkterartige Verstärkung der Ringmuskulatur, die „Pharynxklappe". Sie wird bei der Expansion des Pumporgans geschlossen, bei der Kontraktion geöffnet, dient also als Ventil, dem Pumpstrom die gewünschte Richtung erteilend. Die Mücke saugt nun, bis der Darm gefüllt ist. Der „Gegendruck der Darmspannung bringt in der Regel den Saugmechanismus zum Stillstande." Zuweilen aber überwindet die Pumpe den Widerstand der „Enddarmklappe" und es tritt während des Saugens reines Blut zum After aus (Schaudinn).

4. Die „Reservoirs" des Ösophagus müssen wir hier vor den Speicheldrüsen behandeln. Es sind drei (früher fälschlich „Saugmagen" genannte) größere Aussackungen mit schwacher Muskulatur, die durch stielartige Ansatzstücke, mit dem Ösophagus, vor dessen Übergang in den Mitteldarm, in Verbindung stehen. Wir wollen sie Reservoirs nennen und unterscheiden ein ventrales Hauptreservoir (Fig. 260, 10) und zwei laterale Nebenreservoirs (Fig. 260, 10'). „Die Reservoire enthalten gewöhnlich ein Gas in großen Blasen und spärliche Flüssigkeit, sind aber im übrigen zusammengefaltet, nur beim Saugakt selbst erscheinen sie mit Blut gefüllt, unmittelbar nach Beendigung des Saugens fand ich in ihnen stets nur wenige Blutkörperchen, dagegen wieder Gas in Form von Blasen." (Schaudinn.) Dieses Gas, welches Barytwasser trübt, ist offenbar Kohlensäure und ein Produkt von Sproßpilzen, die sich stets in den Reservoirs befinden. Wir sehen gleich, welche Bedeutung Schaudinn diesen „Kommensalen" zuschreibt.

5. Was wird beim Stich von der Mücke in die Wunde entleert und wodurch wird einmal die Stichquaddel erzeugt, dann aber die Blutgerinnung hinlänglich verzögert? Hierbei denkt man in erster Linie an Speicheldrüsen. Daß sie beim Blutsaugen eine Rolle spielen, erkennen wir aus der uns bekannten Lage der Mündung ihres gemeinsamen Ausführganges an der Spitze des Hypopharynx. Die Speicheldrüse besteht jederseits aus drei Schläuchen, einem oberen, mittleren und unteren (Fig. 260, 9). Das Sekret des mittleren (kürzeren) Schlauches (in Zellen und Lumen) verhält sich Farbstoffen (Eosin, Pikrokarmin) gegenüber anders, als dasjenige der beiden anderen Schläuche. (Grassi)[2]). Das gilt für Anopheles und (wenigstens die Anatomie) auch für Culex [3]).

Über die physiologische Wirkung des Speichels wissen wir wenig. Grassi[2]) findet, daß nach einem Stich, die Drüsen durchaus nicht sekretleer sind, und schließt daraus, daß nur wenig Sekret in die Wunde gelangt. An der Quaddelbildung scheint der Speichel keinen

[1]) Diese Pumpe wirkt ähnlich, vielleicht aber noch kräftiger, als die Pumpe der Musciden.

[2]) Grassi, Die Malaria. Jena, G. Fischer, Aufl. 2, 1901.

[3]) Grassi, Rieerehe sui Flebotomi Mem. Soc. Ital. Sc. (3) T. 14, 1907, p. 353. Bei diesen Formen findet sich jederseits nur ein Drüsenschlauch.

Anteil zu haben. Schaudinn (S. 419) impft sich mit einer Nadel eine ganze zerriebene Speicheldrüse ein, ohne in der Folge Rötung oder Jucken wahrzunehmen[1]).

Andererseits erzielte er Rötung, Jucken und Quaddelbildung, wenn er sich den Inhalt der Reservoirs in die Haut einimpfte. Und da diese Reizwirkung der Menge der, in den Reservoirs anwesenden Sproßpilze proportional war, so zögert Schaudinn nicht, sie den Enzymen der Sproßpilze zuzuschreiben (wahre Symbiose[2]) zwischen Pilz und Mücke!). Aber auch die von dem Pilz gelieferte Kohlensäure soll der Mücke zustatten kommen, ihr nämlich, eher als dem Speichel, schreibt Schaudinn die Verzögerung der Blutgerinnung, durch Lähmung der Leukozyten im gesogenen Blute, zu. Freilich vermag auch die Substanz einer zerriebenen Speicheldrüse, in eine Glaskapillare aufgesogen, die soeben mit frischem Blute gefüllt worden war, es zu bedingen, daß das Blut nach 24 Stunden nur etwa zur Hälfte geronnen ist. Da aber in dem Präparat die Blutkörperchen Zerfallserscheinungen zeigten, ja viele ganz gelöst waren, so glaubte Schaudinn eher auf eiweißlösende Wirkung des Speichels, als auf dessen Blutgerinnungshemmung schließen zu müssen (l. c. S. 419). — Eine gewaltsame Atembewegung (Kontraktion des Abdomens), welche die Mücke beim Beginn des Blutsaugens (nicht aber beim Saugen anderer Flüssigkeiten) ausführt, treibt ihr Blut nach vorn und preßt den Inhalt der Reservoirs (Kohlensäure und Pilze), aber auch etwas Speichel in die Wunde. Nach dem Stich zeigen sich die Reservoirs in der Tat ihres Inhaltes an Gas, Flüssigkeit (Pilzenzym) und Pilzen größtenteils beraubt. Der Pilz ist ein ständiger Kommensale der Mücken (Anopheles, Culex), er findet sich auch schon bei Larven im Darm, dürfte also „vererbt" werden.

Wirkung der Extrakte ganzer Mücken: „Das Culicin".

In neuester Zeit hat Bruck[3]), scheinbar ohne die Arbeit Schaudinns zu kennen, Glyzerinextrakte aus ganzen Mücken auf ihre Wirkung hin untersucht (Culex pipiens). Die Frage, woher die gefundenen aktiven Stoffe stammen, bleibt leider unberücksichtigt, Das „Culicin" (offenbar ein Gemisch aus Extrakten der Speicheldrüsen, der Sproßpilze etc.) kann, ohne seine Wirksamkeit zu verlieren, durch Fließpapier, nicht aber durch bakteriendichte Filter filtriert werden. Es wirkt haemolytisch und erzeugt, bei Verimpfung unter die Haut, Jucken und Quaddelbildung. Bringt man einen Tropfen Culicin auf die Zunge eines kurarisierten Frosches, und verfolgt die Wirkung unter dem Mikroskop, „so sieht man eine sofort beginnende, peripherisch zunehmende Gefäßerweiterung, der eine seröse Exsudation folgt, die ihrerseits wieder eine venöse Stase innerhalb des betreffenden Bezirks zur Folge hat". Hier lernen wir zum erstenmale in vollem Umfang das, für Blutsauger so wichtige Vermögen kennen, die Blutzufuhr zu der gestochenen Stelle zu steigern. Es wäre sehr interessant zu erfahren, ob die letztbeschriebene Wirkung gänzlich den Sproßpilzen Schaudinns zuzuschreiben ist.

[1]) Siehe auch Barratt, J. O. Wakelin, On the Absence of a Vesicant in the Ether Extract obtainable from Mosquitos. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4, 1911, p. 177.

[2]) Denn wir wissen ja schon, daß diese Reizwirkung durch Mehrzufuhr an Blut, das Blutsaugen begünstigt.

[3]) Bruck, Carl, Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 37, 1911, S. 1787.

6. Der Übergang vom Vorderdarm zum Mitteldarm bei Culex pipiens. (Fig. 261.)

Wie bei so vielen Insekten, ragt auch bei den Mücken der Vorderdarm in Form eines Zapfens in den Mitteldarm, allerdings nur beim Hungertier. Der aufsteigende Teil des invaginierten Zapfens, der sich also unmittelbar in die Wand des Mitteldarms fortsetzt, ist in mehrere Falten gelegt. An diesem Übergang zum Mitteldarm befindet sich ein starker Ringmuskel (rm), der den Vorderdarm gegen den Mitteldarm abzuschließen vermag. Bei dem Übertritt von Beuteblut aus Ösophagus und Reservoirs in den Mitteldarm (was bei Mücken ja noch während des Saugens geschieht), wird der ganze Zapfen aus dem Mitteldarm zurückgezogen (evaginiert) und er bildet dann, vor dem Schließmuskel liegend,

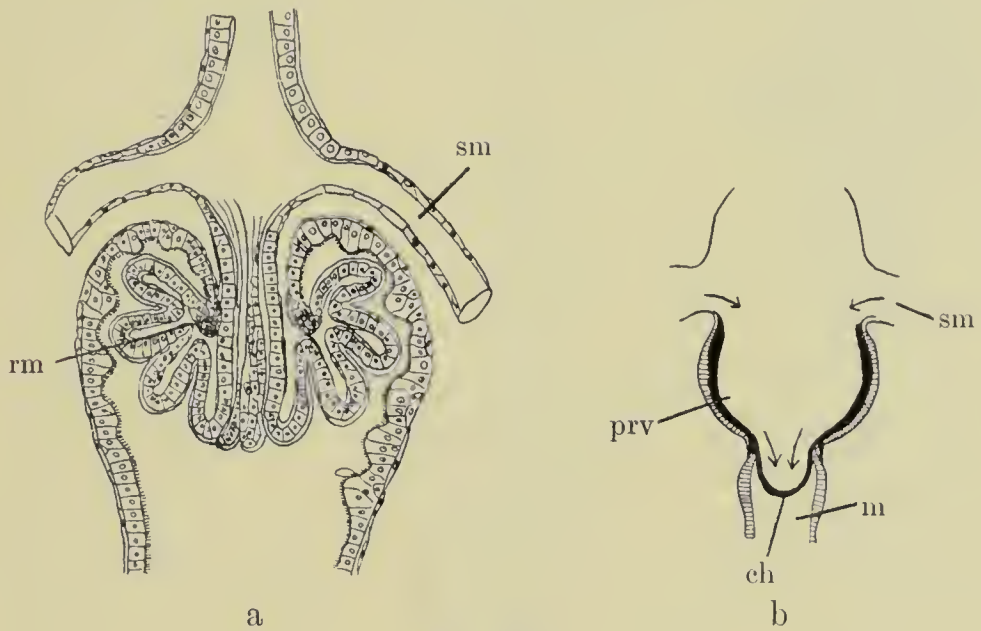


Fig. 261.

Culex pipiens. a Schematischer Längsschnitt durch den Anfangsteil des Mitteldarmes. rm Ringmuskeln (Querschnitt, an der Grenze des Vordarmes gegen den Mitteldarm), sm Mündung der Reservoirs. b Schema zur Erläuterung der Vorgänge beim Eintritt der Nahrung (Blut) aus den Reservoirs in den Vormagen und Mitteldarm. ch gallertige Hülle um den Blutbrei, prv Proventriculus, sm Mündung der Reservoirs, m Mitteldarm (nach Schaudinn aus Biedermann).

und seine gefaltete Wand ausdehnend, einen weiten Kropf (Fig. 261 b prv). In diesem erhält nun das Blut eine gallertige Hülle (ch), die Schaudinn (S. 413) als „chitinähnliches Umwandlungsprodukt der Cuticula der (Kropf-) Epithelzellen" beschreibt [1]). Der Schließmuskel erschlafft und die, wie dargetan umhüllte Blutmenge tritt in den Mitteldarm.

Die Mechanik, auf Grund deren die Nahrung in den Mitteldarm gelangt. Das gesogene Blut tritt zunächst in die Reservoirs, um von diesen aus, den ausgestülpten Kropf zu erreichen.

Die Kraft, die das Blut dorthin treibt, ist nach Schaudinn (S. 421) wieder eine Welle des Mückenblutes, das durch eine Atembewegung nach vorn getrieben, auf Ösophagus und Reservoirs drückt. An diesen eigen-

[1]) Siehe weiter unten, unter „peritrophische Membran", gleiches Verhalten bei Anopheles. Man beachte, daß die beschriebene Evagination des Zapfens analog derjenigen ist, die Schönfeld bei der Honigbiene glaubt nachgewiesen zu haben.

artigen Druckmechanismus scheinen die muskelarmen, sackigen Reservoirs recht eigentlich eine Anpassung zu sein. Ob dieser Druck eine Entleerung des Vorderdarms nach dem Rüssel, oder nach dem Mitteldarm zu, zur Folge hat, hängt vom Verkürzungszustande der „Pharynxklappe" und des Mitteldarmschließmuskels ab: Die Pharynxklappe ist zunächst offen, der Mitteldarm geschlossen. Nun erfolgt Atembewegung, und damit Austritt des Reservoirinhalts in die Wunde. Bis die nächste Atembewegung erfolgt, pulsiert der Pumpapparat 4—5 mal, genug, um Ösophagus und die Reservoirs zu füllen: Nun erfolgt Schluß der Pharynxklappe, Öffnung des Mitteldarms unter Bildung des Kropfes: Die nun einsetzende Atembewegung treibt das Blut infolge der Ventilstellung in den Mitteldarm. Dieses Spiel wiederholt sich bis der Mitteldarm gefüllt ist.

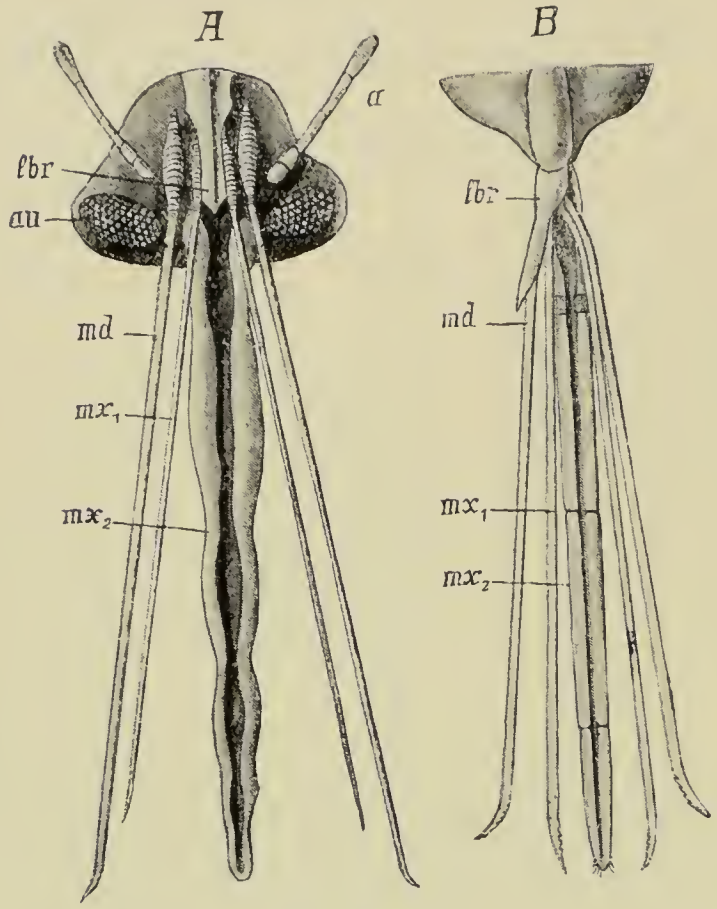


Fig. 262.

Mundteile von Hemipteren. A von Pentatoma. B von Pyrrhocoris. a Antenne. lbr Oberlippe, au Auge, md Mandibel, mx_1 Maxille, mx_2 Unterlippe (nach Lang).

d) **Hemiptera** (Figg. 262—265).

Es bleibt uns noch übrig, auf einige Eigentümlichkeiten hinzuweisen, welche sich bei der Nahrungsaufnahme der Hemipteren haben nachweisen lassen.

1. Die Mundwerkzeuge. Der Stech- und Saugapparat zeigt vorab einige morphologische Unterschiede, verglichen mit demjenigen der Mücken. Freilich auch hier bildet die ansehnliche Unterlippe die Scheide des Stechapparats, aber die Oberlippe ist kurz und liegt — so lang sie eben ist — der dorsalen Rinne der Unterlippe auf. In der Scheide liegen die innig miteinander verbundenen Stechborsten: das Ober- und Unterkieferpaar, letzteres zwischen den beiden Oberkiefern liegend (Fig. 263). Die Maxillen sind fest ineinander gefalzt und stellen je eine Doppelrinne dar, so daß das ganze Maxillenpaar zwei Röhren enthält: eine meist größere, das Saugrohr (n) und eine kleinere, das Speichelrohr (d). Die Speicheldrüsen münden nämlich hier nicht am Ende einer der Stechborsten, sondern in der Mundhöhle selbst, so mußte das Speichelrohr von einem abgesonderten Teil, der in den Rüssel sich fortsetzenden Mundhöhle gebildet werden; es befindet sich, wie gesagt, zwischen den Unterkiefern. Die vier Stechborsten können auch hier Zähne an der Spitze aufweisen.

2. Die Biologie des Stiches bei Blattläusen[1]) (Fig. 264). Die Rüsselscheide, im wesentlichen also die Unterlippe, dringt auch hier nicht in die Stichwunde ein, sondern dient zur Führung der Stechborsten, nach dem bei den Mücken dargetanen Prinzip. Eine der „Olive" ähnliche Bildung fehlt, die Scheide führt — ohne sich umzubiegen — die Borsten, mit ihren (der Scheide) eigenen Wänden. Der Stich gilt keineswegs der erstbesten Pflanzengewebszelle. Die Blattläuse haben es meist auf die Gefäßbündel abgesehen: Der Stechapparat bahnt sich seinen Weg teils zwischen den Zellen, teils durch die Zellen hindurch, bis er das Cambium oder den Siebröhrenteil der Gefäßbündel erreicht. Nun werden die Elemente

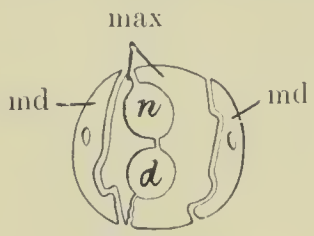


Fig. 263.
Querschnitt durch die Stechborste von Pyrrhocoris apterus. md Mandibeln, max Maxillen, n Saugrohr, d Speichelrohr (nach Wedde aus Biedermann).

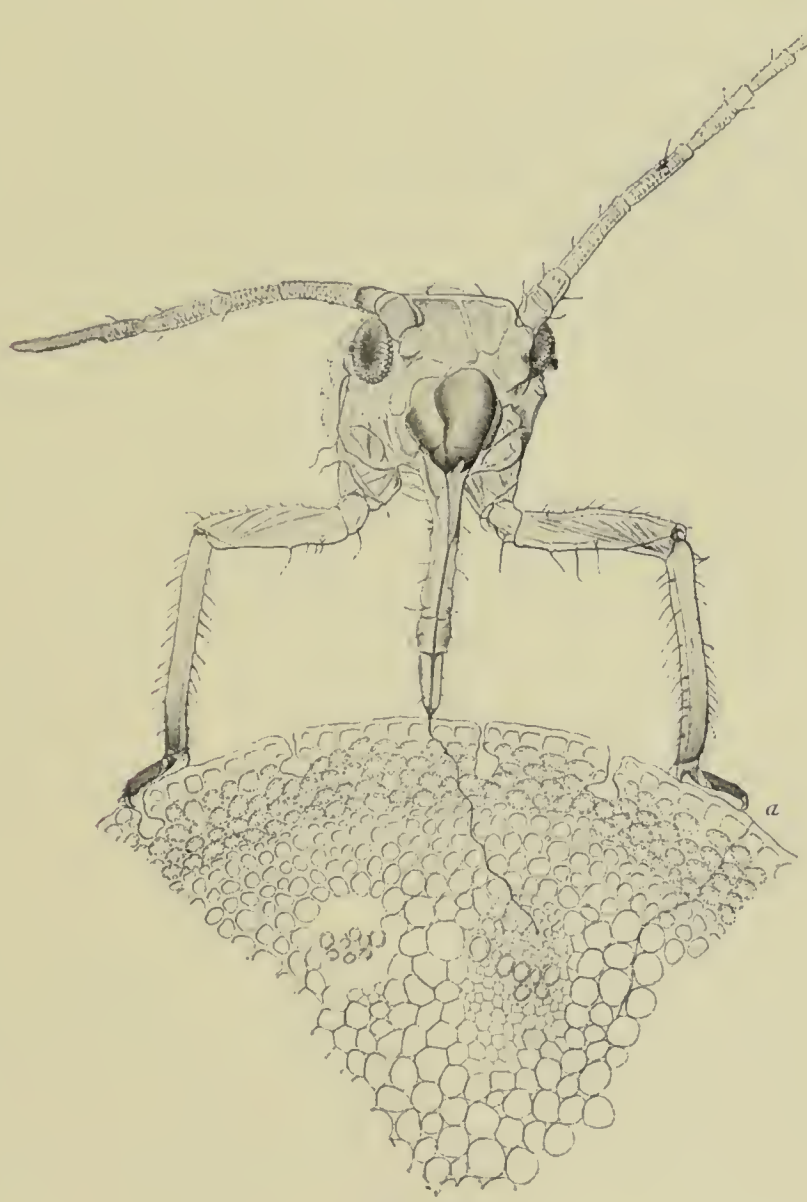


Fig. 264 a.
Vorderteil von Aphis papaveris in Saugstellung an einem Stengelquerschnitt von Papaver collinum. Bei a ein leerer Stichkanal (Probestich). Der andere Stichkanal im Weichbast verzweigt. (Nach Büsgen aus Biedermann).

[1]) Nach Büsgen, M., Jenaer Zeitschr. Naturw. Bd. 25, 1891, S. 339.

dieser Gewebe angestochen [1]). Haben bis jetzt die Oberkiefer das Saugrohr begleitet, so bleiben sie an der Wand des angestochenen Elementes zurück, nur das Maxillenpaar dringt ein, um — seiner Stützen, der Oberkiefer beraubt — sofort etwas auseinanderzuklaffen, den Durchtritt der Pflanzensäfte ins Saugrohr leicht ermöglichend. Das Saugen wird auch hier durch einen, mit starken Dilatatoren versehenen Pharynx besorgt.

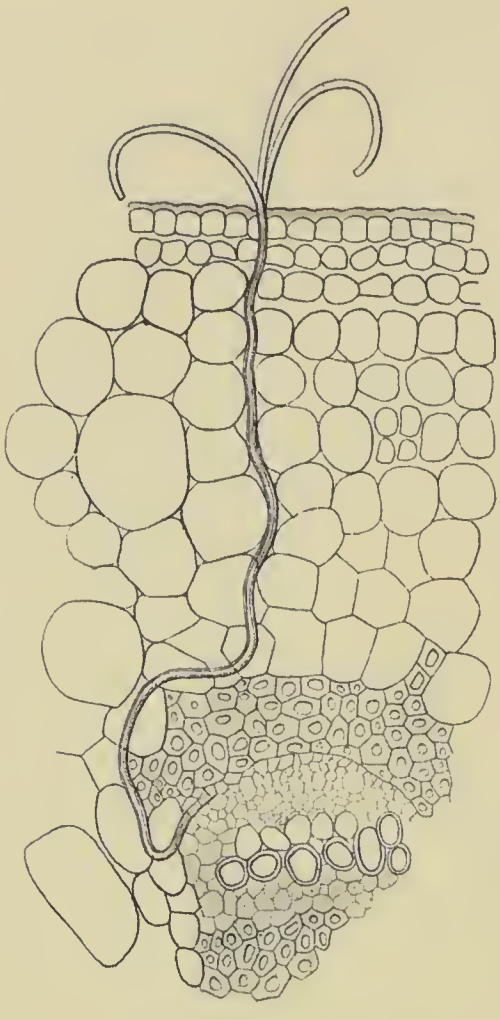


Fig. 264 b.

Borstenbündel von Aphis Cardui im Stengel von Carduus crispus (nach Büsgen aus Biedermann).

3. Die Speicheldrüsen. Eine besondere Rolle scheint bei den Blattläusen (und Schildläusen) der Speichel zu spielen. Die Speicheldrüsen, bei Blattläusen beiderseits zwei seitlich vom Ösophagus am Rücken des Tieres liegende, gelappte Organe, ergießen ihr Sekret nicht unmittelbar in das Speichelrohr des Unterkieferpaares, sondern zuerst in eine, unter dem Pharynx gelegene Pumpe, die „Wanzenspritze" (Fig. 265). Diese ist übrigens unter den Hemipteren sehr verbreitet [2]): Es ist ein Hohlraum, der den rechten, wie den linken Speichelgang aufnimmt, dessen Ausführgang aber selbst unpaar ist und sich in das Speichelrohr der Maxillen fortsetzt. Der Hohlraum (h) dieser Pumpe kann dadurch vergrößert und verkleinert werden, daß die hintere Wand, nachgiebig wie sie ist, durch einen mit kräftigem Muskel [3]) (pm) versehenen Kolben (k) eingedrückt und herausgezogen werden kann. Die Mündungen der, Speichel zuführenden Gänge, sind mit einem Klappenventil (v) versehen, derart, daß durch Pumpbewegungen des Kolbens, Speichel aus den Drüsen in die Wunde gepumpt

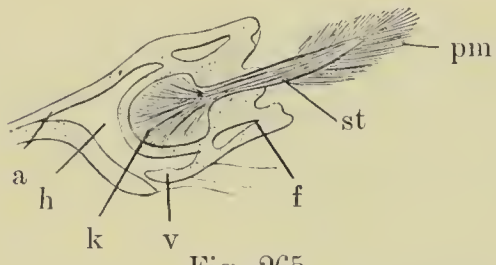


Fig. 265.

Pyrrhocoris apterus. Wanzenspritze, stark vergrößert. f Rumpfflasche, v Ventil, k Kolben, h Hohlraum, a Ausführungsgang, st Kolbenstange, pm Pumpmuskeln (nach Wedde aus Biedermann).

[1]) Daß von den Blattläusen gerade die Gefäßbündel, speziell Cambium und Siebteil aufgesucht werden, erscheint sehr zweckmäßig: Cambiumelemente schaffen das Material zur Eiweißbildung herbei, die Geleitzellen der Siebgefäße sind die Bildungsherde des Eiweißes, die Siebgefäße endlich transportieren Eiweiß, daneben Kohlehydrate (Fischer, A., Ber. math. phys. Kl. Sächs. Ges. Wiss. 1885). Auch manche Schildläuse suchen die Gefäßbündel auf, andere freilich begnügen sich mit Parenchymzellen, die sie anstechen.

[2]) Sie fehlt den Aptera (Läuse, Pelzfresser). Vgl. Wedde, H., Arch. Naturgesch., Jahrg. 51, Bd. 1, 1885.

[3]) Dem Muskel, der den Raum erweitert, wirkt die Elastizität der Chitingebilde entgegen, durch welche die Kolbenstange hindurchtritt.

werden muß. Der Speichel tritt nun nach Büsgen, bei den an Pflanzen saugenden Läusen, als glänzende Substanz aus, die Eiweißreaktionen gibt und unmittelbar nach dem Austritt erhärtet. Diese Substanz füllt, schon während des Einstichs, den Stichkanal und mag den Stechborsten immer aufs neue als Scheide (zur Führung) dienen. Nach erfolgtem Saugen mag diese Substanz die Wunde verschließen, der Nährpflanze Verluste ersparend. Da Büsgen in angestochenen Zellen das Chlorophyll sich verfärben sah, so hält er eine verdauende Wirkung des Speichels nicht für ausgeschlossen.

D. Der Mitteldarm der Insekten.

1. Übersicht über den Bau des Mitteldarms und seiner Blinddärme.

Wir bezeichnen als Mitteldarm den Teil des verdauenden Kanals, der vom „Kaumagen" oder, wo ein solcher fehlt, vom chitinisierten

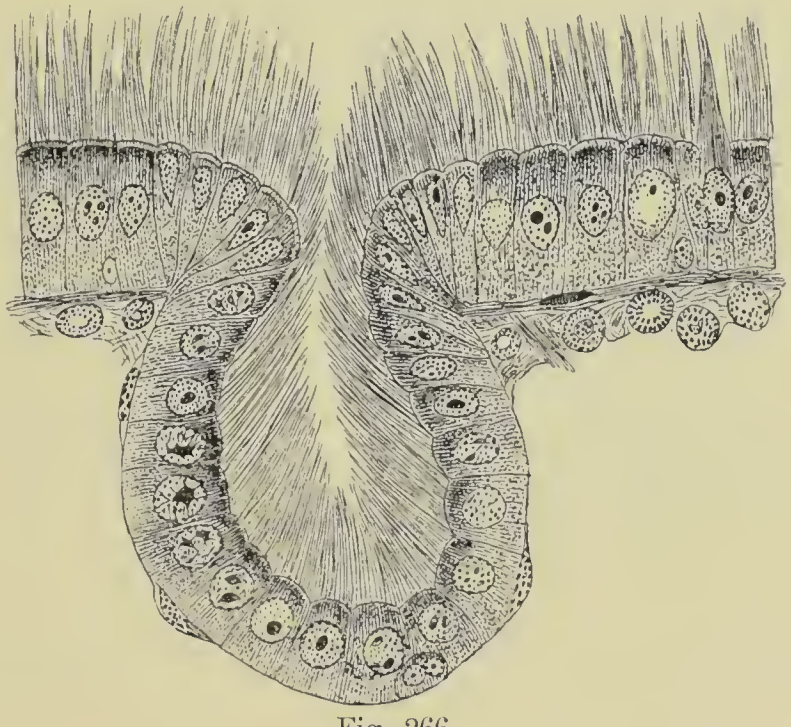


Fig. 266.

Epithel des Mitteldarmes (Kryptenbildung) einer Cimbex-Larve (nach J. Frenzel, aus Biedermann).

Ösophagus bis zur Mündung der Exkretionsorgane (Malpighischen Gefäße) verläuft, und der sich — verglichen mit Vorder- und Enddarm — durch das Fehlen einer echten Chitinintima auszeichnet. Dieser Darmteil spielt, wenn wir unser Urteil auf seine räumlichen Ausmaße gründen, bei (erwachsenen) Insekten nicht die Rolle, wie bei den anderen von uns behandelten Tieren: Er ist in der Regel nicht groß, überwiegt auch keineswegs immer über die anderen Darmteile. — Seine **Gliederung** zeigt keine besondere Mannigfaltigkeit: Bei den Larven von Insekten mit vollkommener Verwandlung (Schmetterlingsraupen, manchen Käferlarven, z. B. dem „Mehlwurm", ferner Fliegen-, Bienen- und Wespenlarven) stellt er „einen einfachen zylindrischen, gerade verlaufenden Schlauch von großer Länge und beträchtlichem Durchmesser dar" [1]; er ist das umfangreichste

[1]) Frenzel, Arch. mikr. Anat. Bd. 26, 1886, S. 229.

Organ der ganzen Larve. Auch bei den ausgewachsenen Schmetterlingen ist er „ein ganz dünner, einfacher Schlauch ohne Ausstülpungen . . . und ähnlich erscheint er auch bei den Bienen, Wespen und Hummeln, wo er jedoch eine solche Länge hat, daß er zusammengeschlungen ist, um im Abdomen Platz zu haben“ (Frenzel). Dagegen finden sich bei einer Anzahl von Insekten Blindschläuche am Darm in mannigfaltiger Ausgestaltung: Einfache kryptenförmige Ausbuchtungen des Mitteldarmepithels, die vollständig in der Muskellage eingebettet sein können [1]). Diese Ausstülpungen können so groß werden, daß sie äußerlich am Darm als (ausgestülpte) Zotten auftreten (Fig. 266), so bei fleischfressenden Käfern (Carabiden, Fig. 237 cd) und Aasfressern (Necrophorus) [2]), endlich kann es zur Bildung wohldifferenzierter, längerer, dann allerdings in der Regel nicht in großer Zahl auftretender Blinddärme kommen, die dann meist am Vorderende des Mitteldarms ausgestülpt erscheinen (Fig. 268).

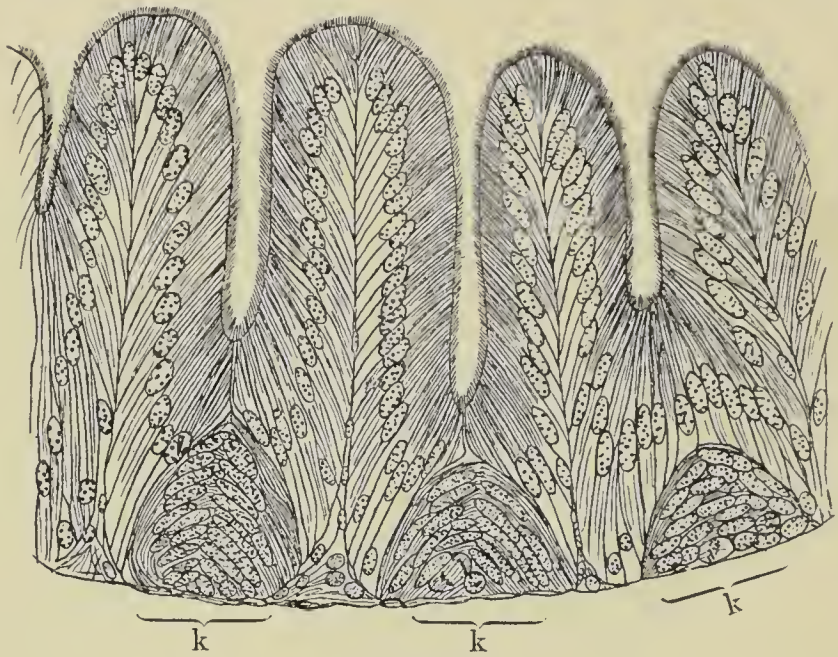


Fig. 267.

Periplaneta orientalis. Epithel des Mitteldarmes (Bildung scheinbarer Zotten und „Becher“); k „Krypten“ von Ersatzzellen (nach J. Frenzel aus Biedermann).

Auch da, wo alle diese Ausstülpungen fehlen (Schmetterlinge, Hymenopteren), oder neben echten Blindschläuchen (Periplaneta z. B.), finden wir oft das Epithel derartig wulstförmig in das Darmlumen vorragen, daß wir von Becherbildung reden könnten, also schließlich auch von Ausstülpung, die nun aber gar nicht mehr über die äußere Oberfläche des Epithels, geschweige des Darms ragen (Fig. 267, 251 A).

Was die echten Blindschläuche betrifft, so treten sie in verschiedener Zahl auf: so sind bei Locustiden (Anabrus) und Grylliden zwei kurze, weite Cöka, bei Acridiern (Caloptenus) sechs, bei der Küchenschabe acht solche Schläuche vorhanden [3]). Nach Weinland [4]) münden

[1]) Porta, Anat. Anz. Bd. 22, S. 447, Bd. 24, S. 97.

[2]) Gorka, Allg. Zeitschr. Entom. Bd. 6, 1901, S. 339. Nach diesem Autor fehlen unter den Käfern solche Blindschläuche den Coprophagen (Geotrupes, Copris) und denjenigen, die von Pflanzen, Pflanzendetritus und Pflanzensäften leben (Melolontha, Lethrus, Oryctes, Callidium, Clytus u. a. m. Das bezieht sich aber nur auf die Imagines (siehe unten).

[3]) Packard, Textbook of Entomology New York Mac Millan Co. 1903.

[4]) Weinland, Zeitschr. Biol. Bd. 51, 1908, S. 211.

bei Larven von Fleischfliegen (Calliphora) vorn am Beginn des Mitteldarms vier „Drüsen", während bei der Larve von Sciara (Unterordnung Nematocera) zwei weite, lange Cöka vorhanden sind. Bei den Larven der Lamellicornier sind die Cöka, in größerer Zahl, zu mehreren Kränzen am Mitteldarm angeordnet [1]).

Als extremer Fall wäre nach Frenzel (l. c.) Gryllotalpa zu betrachten, bei welcher, ähnlich wie beim Flußkrebs, der größte Teil des Mitteldarms verwandt worden ist, um die „paarigen, nicht allzu großen Säcke" zu bilden, „welche sich seitlich am Ende des Vorderdarms

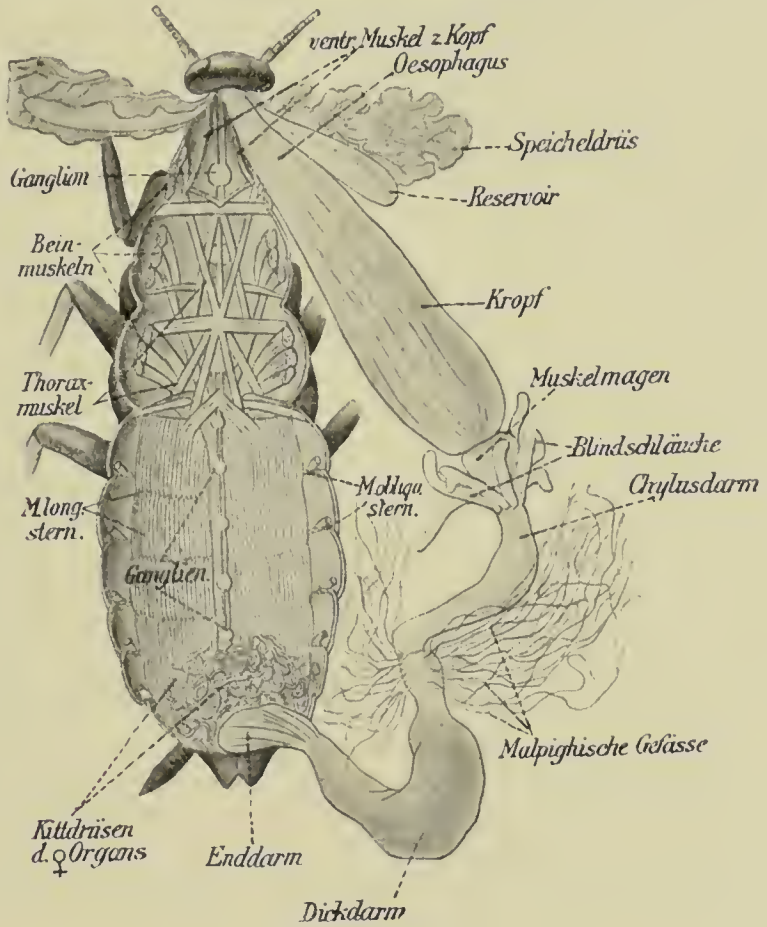


Fig. 268.

Periplaneta orientalis. Übersicht der inneren Anatomie eines männlichen Tieres (nach Cori und Hatschek aus Biedermann).

ausstülpen, worauf sich sofort der chitinöse Enddarm ansetzt" (l. c. S. 235). Ich erinnere daran, daß, gleichfalls vergleichbar dem Flußkrebs, hier ein chitinöser Trichter Nahrungshartteile unmittelbar aus dem Vorderdarm dem Enddarm übergibt (Fig. 242).

Um das Darmepithel legt sich eine **bindegewebige Scheide** mit einer inneren zirkulären und einer äußeren Längs**muskelschicht.** Merkwürdigerweise gehen die Muskeln, wie es scheint, niemals auf die verschiedenartigen Darmepithelausstülpungen über; ja sogar die Mitteldarm-

[1]) Der Mitteldarm des Weibchens von Sarcopsylla penetrans (Sandfloh) hat während seiner Schmarotzerzeit die Form eines verzweigten Sackes mit blinden, unregelmäßig zwischen den übrigen Organen des Abdomen gelegenen Fortsätzen. Diese Ausstülpungen dienen wohl, große Mengen Blut aufzunehmen (vergleichbar den Blindsäcken des Hirudodarms). Vgl. Schimkewitsch, Zool. Anz., Jahrg. 7, 1884, S. 673 (spez. S. 675).

cöka der Orthopteren (Gryllotalpa, Periplaneta) sollen fast oder ganz muskelfrei sein[1]). v. Gehuchten[2]) freilich konnte bei Larven von Ptychoptera contaminata den Übertritt der Mitteldarmmuskulatur auf die Wand der acht Cöka beobachten (S. 252).

2. Die relative Länge des Darmes und der einzelnen Darmteile und die Bedeutung der Ernährungsart für den Habitus des Darmes.

Vegetabilische Nahrung pflegt mit ihren größeren Mengen unverdaulicher Bestandteile, eine bedeutendere Entwicklung des Darmes, im Verhältnis zur Körperlänge des Tieres herbeizuführen, als Fleischkost. Allein diese Erscheinung kann etwa durch folgende Faktoren verwischt werden: 1. Mehr oder weniger großes Nahrungsbedürfnis, beispielsweise im Zusammenhang mit mehr oder weniger großer Beweglichkeit eines Tieres kann die relative Darmlänge beeinflussen. 2. Fehlende Länge des Darmapparates kann durch entsprechende Weite oder durch Divertikelbildung (extremer Fall: Gryllotalpa) ersetzt werden. 3. Es kann die mangelhafte Nahrungsausnützung, welche ein, im Verhältnis zur Art der Nahrung zu kleiner Darm bedingt, durch große Gefräßigkeit ausgeglichen werden (Orthopteren, Raupen)[3]). 4. Endlich ist das Verhältnis der Darmlänge zur Körperlänge, das man anzugeben pflegt, überhaupt kein gutes Maß um das gesuchte Verhältnis von Darmleistung zu Darmbeanspruchung auszudrücken: Bei schlanken, langen Tieren wird unter gleichen Bedingungen der Darm die Körperlänge nicht in dem gleichen Maße zu übertreffen brauchen als bei Tieren von mehr gedrungener, massiger Körperform. Auf diesen letzteren Umstand legt Werner[4]) bei gewissen Orthopteren besonderes Gewicht, bei denen nach seiner Meinung, die relative Darmlänge nicht der Nahrungsart entspricht.

Bei Käfern scheint das Verhältnis zwischen Ernährung und Darmlänge zum Teil eher der Regel zu entsprechen: Während die teilweise fleischfressenden Larven der Hydrophiliden einen kurzen, geraden Darm haben, besitzen die herbivoren, entwickelten Käfer einen außerordentlich langen, gewundenen Darm (Biedermann, l. c.)[5]). Ebenso deutlich

[1]) Bei Bienenlarven ist die Muskulatur des ganzen Mitteldarms nur spärlich entwickelt; der Mitteldarm dieser Jugendstadien endigt blind. Eine Kotabgabe findet in dieser Periode nicht statt.

[2]) van Gehuchten, La Cellule T. 6, 1890, p. 183.

[3]) Biedermann, W., Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105, zum Teil nach Leuckart.

[4]) Werner, F., Biol. Zentralbl. Bd. 14, 1894, S. 116. (Vgl. auch Dufour, L., Mém. Savants étrang. Acad. Sc. Paris T. 7, 1841). Nach Werner haben die herbivoren, schlanken Acridier einen Darm, der an Länge diejenige des Körpers meist nicht übertrifft. Hingegen stellt er bei „räuberischen" Locustiden einen, relativ zu ihrer Körperlänge, viel längeren Darm fest. Allein die besten, wenn auch nicht die einzigen Beispiele, die er für diese Behauptung gibt, beziehen sich auf Locustiden, die nach Angabe verschiedener Autoren herbivor sind! (Barbitistes, Phaneroptera, Ephippigera; siehe Tümpel, R. Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach, Wilkens Verl. 1901; Fröhlich Carl, Die Odonaten und Orthopteren Deutschlands, Jena G. Fischer 1903 etc.). Bei Barbitistes ist das Verhältnis von Körperlänge zur Darmlänge 5:11, bei dem Fleischfresser Thamnotrizon cinereus 3:4. Unter sonst gleichen Bedingungen scheint also auch hier der Pflanzenfresser einen rel. längeren Darm zu besitzen. (Weite des Darmes, Zahl und Größe der Cöka werden bei alledem nicht berücksichtigt).

[5]) Umgekehrt hat die fleischfressende Larve der Fleischfliege (Calliphora vomitoria) einen größeren Darm als das ausgewachsene Tier: Larve (unmittelbar vor der Verwandlung), Mitteldarm im Durchschnitt 7,2 cm, Enddarm 3,5—4 cm, beide zusammen 11 cm. Erwachsene Fliege Mitteldarm 2,3 cm, beide 3,3 cm. (Weinland, E., Zeitschr. Biol. Bd. 51, 1908, S. 197).

prägt sich der Unterschied zwischen Fleisch- und Pflanzenfressern aus, wenn wir den Darm des räuberischen Dytiscus mit demjenigen von Hydrophilus vergleichen: Dytiscus, dessen Darm und Körper gleich lang sind; Hydrophilus, der sich, wie wir sahen, normalerweise nur von Pflanzen nährt, mit einem, im Verhältnis zum Körper, viel längeren Darm. Aber nicht nur Pflanzen- und Fleischkost bedingen (zuweilen) solche Unterschiede: Koprophage Lamellicornier haben einen längeren Darm als phytophage [1]). Gorka [2]) hat nach diesem Gesichtspunkt eine große Anzahl von Käferdärmen untersucht. Er unterscheidet:

	Darmlänge z. Körperlänge	Vorderdarm	Mitteldarm	Enddarm
1. Koprophaga (z. B. Geotrupes stercoralis, Copris)	5—8:1		80—90% des Gesamtdarmes, bis 5mal die Körperlänge	
2. Phytophaga (Melolontha, Lethrus etc.)	2,7—6,7:1			
3. Suciphaga (Callidium, Clytus), von Pflanzensäften lebend	2—3:1	32,6%	34,8%	32,5% v. Gesamtdarm
4. Saprophaga (Oryctes nasicornis), modernde, verwesende Pflanzenstoffe fressend	3—4:1			Mehr als 50% d. Gesamtd.
5. Sarcophaga (Carabus, Calosoma, Atax)	1,7—3,2:1			
6. Necrophaga (Necrophorus, Necrodes) = Aasfresser	4—7:1 (rel. länger als bei Pflanzenfressern	kurz	kurz	64—76% des Gesamtdarmes, übertrifft Körperlänge um das 2,7—5fache; uhrfederartige Gestalt

Zu bemerken ist, daß bei Sarcophaga und Necrophaga (nur bei diesen) der Mitteldarm mit Blinddärmen besetzt ist.

E. Der verdauende Saft des Mitteldarms.

1. Allgemeine Eigenschaften des Mitteldarmsaftes.

a) Der normale Eiweißgehalt des Mitteldarmsaftes.

Biedermann [3]) (S. 138) untersucht den, mit wenig Wasser bereiteten Auszug des braunen Mitteldarminhaltes, also im wesentlichen einen verdünnten Mitteldarmsaft von Mehlwürmern (Larven von Tenebrio molitor): Auch bei Hungertieren ist der Saft eiweißreich. Der Eiweißgehalt kann mit den üblichen Methoden nachgewiesen werden; besonders ist hervorzuheben, daß, wie bei den Säften anderer Wirbelloser, jeder Säurezusatz (wenig Essigsäure) eine reichlich feinflockige Fällung bedingt,

[1]) Mingazzini (l. c.), Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 9, 1889(/91), S. 1.

[2]) Gorka, Sándor, Allg. Zeitschr. Entom. Bd. 6, 1901, p. 339). Es handelt sich hierbei nur um Käfer, die sich bezüglich ihrer Nahrung auf bestimmte Substanzkategorien beschränken.

[3]) Biedermann, W., Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105.

die sich im Überschuß der Säure löst. Kochen der sauren Lösung bedingt keine Trübung, dagegen entsteht beim Neutralisieren wieder ein reichlicher Niederschlag, der sich aber im Überschuß des Alkali löst. Seinen Eigenschaften, besonders seiner Aussalzbarkeit nach (durch Ammonsulfat [1]), nicht aber durch Kochsalz oder Magnesiumsulfat) ist der Eiweißkörper zu den Globulinartigen zu zählen. Die Bildung dieses Globulins wird uns noch beschäftigen (siehe Sekretion).

b) Die Reaktion des Mitteldarmsaftes. Plateau kam in seiner großen Arbeit über Insektenverdauung [2]) zum Schlusse, daß „bei allen Insekten . . . die Verdauungssäfte alkalisch oder neutral, niemals aber sauer sind" (S. 97). In einer „note additionnelle" [3]) aber mußte er auf Grund weiterer umfassender Untersuchung diese seine Ansicht einer Revision unterziehen. Mit scharf eingestellten Indikatoren (Lackmus und Dahlia) stellte es sich heraus, daß die Mitteldarmsekrete einer Reihe von Insekten sauer reagieren. Und zwar handelt es sich hierbei um die fleisch- und allesfressenden Insekten; z. B. Dytiscus marginalis zeigt nach 7 tägigem Hunger folgende Reaktion: Jabotinhalt schwach sauer. Mitteldarmwand und -Inhalt sehr schwach sauer, Enddarm nebst Inhalt neutral. Hingegen schreibt er den Pflanzenfressern [4]) alkalisch reagierende Darmsäfte zu. Z. B. Hydrophilus piceus hat im Ösophagus (Wand und Inhalt) sehr schwach alkalische bis sehr schwach saure Reaktion, im Mitteldarm (Wand und Inhalt) schwach bis sehr schwach alkalische, im Enddarm endlich (Wand und Inhalt) herrscht, eben nachweislich, alkalische Reaktion. Der Ösophagus kann infolge saurer Nahrung sauer reagieren, im Mitteldarm wird diese Reaktion jedoch ausgeglichen und macht neutraler bis alkalischer Reaktion Platz. Andererseits kann im Enddarm saure Reaktion durch Zersetzungsprodukte bedingt werden.

In der Folgezeit wurde nun eine Reihe von Angaben verschiedener Autoren über die Reaktion publiziert, die im Darmtrakt von mancherlei Insekten herrscht. Ein einheitliches Bild läßt sich nach den sehr widerspruchsvollen Mitteilungen nicht gewinnen. Nicht einmal beim gleichen Tiere stimmen die Angaben überein [5]). Es ist daher doppelt zu begrüßen, daß wir über die in Frage stehenden Verhältnisse wenigstens bei einer Tierform, der Larve von Tenebrio molitor („Mehlwurm") mit der Zuverlässigkeit unterrichtet sind, für die der Name eines Forschers wie Bieder-

[1]) Nur durch Ammonsulfat unter den genannten Neutralsalzen werden Globuline schon bei Halbsättigung gefällt. Durch die beiden anderen höchstens bei völliger Sättigung.

[2]) Plateau, Félix, Mém. Acad. Belgique T. 41, 1875, Mém. 2.

[3]) Plateau, Bull. Acad. Belgique (2) T. 44, 1876, p. 710.

[4]) Mingazzini, P. (Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 9, 1889 (—1891), S. 1) findet mit Lackmuspapier bei Larven von Oryctes nasicornis Mitteldarminhalt und -Wand stets deutlich alkalisch.

[5]) Plateau (Bull. Acad. Belg. (2) T. 41, 1876, S. 1206) gibt für Periplaneta americana alkalische Reaktion des Mitteldarmsaftes an (S. 1219), der sogar den, durch saure Nahrung sauern Kropfinhalt zu neutralisieren vermag. Basch (Sitz.-Ber. Akad. Wien Bd. 33, 1859, S. 234) findet zwar den Speichel, ferner Kropf- und Ösophagusinhalt sauer, dagegen den Mitteldarm („Chylusmagen") vorn meist neutral, hinten alkalisch. (Auch Marcel de Serves, Ann. Mus. Hist. Nat. T. 20, 1813, hatte das bräunliche Sekret der Mitteldarmcöka der Orthopteren alkalisch gefunden.) Hingegen glaubt Jousset de Bellesme (C. R. Acad. Sc. Paris T. 82, 1876, p. 97, vgl. auch p. 340 und p. 461) den gelblichen Saft der Mitteldarmcöka von Periplaneta orientalis als schwach, aber deutlich saurer bezeichnen, und ihn mit Wirbeltiermagensaft vergleichen zu müssen.

mann [1]) bürgt. Es ist nach den Untersuchungen dieses Forschers nicht daran zu zweifeln, daß der Mitteldarmsaft dieser mehlfressenden Larve sauer auf Lackmus reagiert, und sich überhaupt — was die Reaktion betrifft — verhält, wie der Saft anderer Wirbelloser, also etwa von Krebsen und Schnecken: Allein diese saure Reaktion (die vom Ernährungszustande nicht abhängig ist) läßt sich nur im Safte nachweisen, „welcher die obere Hälfte des Mitteldarms erfüllt. Dagegen erweist sich der unterste Abschnitt regelmäßig stark alkalisch" (Lackmus). Gleiches Resultat ergibt Fütterung mit Mehl, dem blaues Lackmuspulver zugesetzt wurde (S. 142). „Ausnahmslos findet man (nach 12 Stunden) etwa die oberen zwei Drittel der wurstförmigen Inhaltsmasse intensiv rot gefärbt, während der unterste Teil vor dem Beginn des dünnen Enddarmes schön blau erscheint." Auch der Enddarminhalt ist blau. Nebenbei sei hier schon bemerkt, daß an der Stelle, wo im Mitteldarm das Rot in das Blau des Lackmus übergeht, auch das Darmepithel einen anderen Charakter annimmt: an Stelle hoher „zylindrischer", treten hinten mehr kubische Zellen [2]). Allein die von manchen älteren Autoren gemutmaßte Bedeutung dieser sauren Reaktion als Teil eines Pepsinsäuresystems (Jousset de Bellesme), kommt ihr sicher nicht zu, da sie, wie bei anderen Wirbellosen, wohl lediglich durch ein saures Salz hervorgerufen wird: freie Säure fehlt (Biedermann, Beweis mit Kongorot, Günzburgs Reagens) [3]). Wendet man Reagenzien an, die saure Salze nicht angeben (Cochenille, rotes Lackmoid), so fällt die Reaktion sogar alkalisch aus. Es wird sich also wohl auch hier um ein alkalisches Sekret handeln, das nebenher ein saures Salz, wahrscheinlich Mononatriumphosphat enthält [4]). Daß das saure Salz

[1]) Biedermann, W., Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105. Nach Biedermann und Moritz, ibid. Bd. 75, 1899, S. 1, reagiert der Saft, der sich im Darm hungernder Raupen (z. B. von Pieris brassicae) findet, alkalisch.

[2]) Die Verteilung der Reaktion braucht aber bei verschiedenen Tieren sich nicht gleich zu verhalten. Kowalewsky (Biol. Zentralbl. Bd. 9, 1889, S. 46) findet zwar beim Mehlwurm Ähnliches wie Biedermann; bei Fliegenmaden (und ausgewachsenen Fliegen) ergibt sich ihm nach Lackmusfütterung alkalische Reaktion im vorderen Teil des Mitteldarms, und nur eine Partie des hinteren Teils des Mitteldarms reagiert sauer. Weinland (Zeitschr. Biol. Bd. 51, 1908, S. 197) bezeichnet diese Abschnitte genauer: alkalisch (Lackmus) reagieren die ersten 2 cm. Dann folgt ein Stück von 1—2 cm, in dem stärkere bis schwächere saure Reaktion herrscht und dem ein über 3 cm langes alkalisches Endstück des Mitteldarms folgt. Einen Schlüssel zu diesem abweichenden Verhalten der Fliegenlarve (verglichen mit dem Mehlwurm) scheint die (nach Kowalewsky und Weinland) starke Alkaleszenz des Vorderdarms uns an die Hand zu geben, welche die saure Reaktion des Mitteldarmsaftes erst eine Strecke hinter der Mündung des Vorderdarms zur Geltung kommen lassen dürfte. Bei der Motte Tinola biselliella soll nach Sitowski der ganze Mitteldarm alkalisch reagieren. Erst der untere Abschnitt des Enddarms soll die mit Lackmus gefärbte und gefressene Wolle röten (Nat. Rundsch. Bd. 21, 1906, S. 681). Gleiches gilt für Larven von Dermestes und Anthrenus. (Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie 1910 Cl. Sc. math. nat. Sér. B. p. 775). Ähnliches auch bei Vanessaraupen (v. Linden).

[3]) Steudel hatte zu anderen Zwecken (siehe unten) Küchenschaben mit Kongorot gefüttert. Der Farbstoff war im Vorderdarm dunkelrot und färbte sich erst auf Ammoniakzusatz typisch rot. Im Mitteldarm hatte er diese normale rote Farbe wieder angenommen. (Gährungsmilchsäure im Vorderdarm? keine freie Säure im Mitteldarm). Petersen (Arch. ges. Physiol. Bd. 145. 1912. S. 121) füttert Bienen mit (saurem) durch Lackmus gefärbtem Honig. Im Mitteldarm erscheint das Gemisch dann violett, die Säure des Honigs ist also daselbst neutralisiert worden. (S. 138).

[4]) Es sei darauf hingewiesen, daß nach Biedermann ein (künstliches) Gemisch von Mononatriumphosphat mit etwas Ammoniak gleiche Reaktion auf die obengenannten Farbstoffe gibt, wie der Mitteldarmsaft. Auch saures Magnesiumphosphat mag (daneben) vorkommen. Biedermann meint, das Alkali des Tenebriodarmsaftes könne möglicherweise durch Bakterienwirkung entstehen.

wahrscheinlich ein Phosphat ist, läßt sich aus Frenzels[1]) Resultaten erschließen, der bei einer ganzen Anzahl Insekten Phosphorsäure (phosphorsaure Salze) nachwies[2]). —

2. Das eiweißlösende Ferment.

Sehen wir von den beiden Fällen ab, in denen an eiweißlösenden Speichel recht wohl zu denken wäre (Fleischfliegen- und Corethralarven)[3]), so kommt als eiweißlösendes Mittel zunächst nur die „Protease" des Mitteldarms in Betracht. Schon Jousset de Bellesme[4]) weiß, daß der Saft, der im Kropf, z. B. bei Dytiscus die aufgenommenen Fleischstücke verdaut, nichts ist, als Mitteldarmsekret, das in den Kropf durch den Kaumagen hindurch gelangt ist. Ja selbst der Saft, mit dem eine Dytiscuslarve ihre Beute innerhalb deren eigener Haut verdaut, stammt aus dem Mitteldarm; das gleiche gilt ohne allen Zweifel für Carabus auratus. Wir glauben einigermaßen sagen zu dürfen: wo auch immer die Eiweißverdauung bei den Insekten stattfindet, sei es noch vor dem Mund, im Vorderdarm oder im Mitteldarm[5]), fast ausnahmslos dürfte es sich um ein Werk des Mitteldarmsaftes handeln. Und eiweißlösende Fermente sind bisher bei allen Insekten gefunden worden, die man daraufhin untersucht hat.

a) Die Protease ist trypsinartig.

Nach dem, was wir über die Reaktion im Mitteldarm hörten, kann wohl nur von einer trypsinartigen Protease bei Insekten die Rede sein. Hierauf zuerst mit größtem Nachdruck hingewiesen zu haben, ist Plateaus Verdienst, der diese seine Meinung gegen Jousset de Bellesmes Wünsche, die Verdauung im „Chylusmagen" (Mitteldarm) der Insekten mit derjenigen im Magen der Wirbeltiere zu analogisieren, verteidigte. In der Folge fand Plateaus Ansicht keinen nennenswerten Widerspruch mehr. Selbst Krukenberg[6]) vermochte bei den Insekten kein „Pepsin" nachzuweisen. Daß die Insektenprotease in der Tat den trypsinartigen Proteasen der anderen Wirbellosen an die Seite zu stellen ist, können wir wie folgt beweisen. 1. Der eiweißverdauende Saft der Insekten wird durch Anwesenheit einer nennenswerten Säuremenge wirkungslos. Dies zeigt zuerst Plateau[7]) bei Carabiden, dann Frenzel[8]) (S. 299) für den Mehlwurm: der von diesem Tiere gewonnene Mitteldarmextrakt löst nach geringem Säurezusatz Fibrin selbst nach 48 stündiger Einwirkung nicht. Alkalisiert zeigt sich hingegen der Extrakt wirksam. Biedermann[9]) findet, daß dies auch für den

[1]) Frenzel, J., Berlin. entom. Zeitschr. Bd. 26, 1882, S. 267 (Larve von Tenebrio molitor, ferner bei Carabusarten, Musca domestica, Pyrrhocoris apterus, Periplaneta und Chrysopa).

[2]) Plateau (Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875) vermißt allerdings im Mitteldarminhalt von Carabus sowohl Magnesium als Phosphor.

[3]) Vielleicht wäre hier auch die, Pollen zu Bienenbrot kauende Arbeitsbiene zu nennen. Wir hörten, daß auch die Protease des Honigs als Bestandteil ihres Speichels angesehen wird. (Langer, Petersen, S. 564, Fußnote 1).

[4]) Jousset de Bellesme, C. R. Acad. Sc. Paris T. 82, 1876, p. 461 (Antwort an Plateau).

[5]) Auf den Enddarm sei besonders verwiesen.

[6]) Krukenberg, Unters. physiol. Inst. Univ. Heidelberg Bd. 2, H. 3, 1878, S. 1 u. a. a. O.

[7]) Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875.

[8]) Frenzel, Berlin. entom. Zeitschr. Bd. 26, 1882, S. 267.

[9]) Biedermann, Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105. der Extrakt des Darmepithels seiner Mehlwürmer war unwirksam! (S. 156).

Natursaft gilt, den er dem Mitteldarm einer Anzahl hungernder Mehlwürmer entnimmt. Zugesetzte verdünnte Säure verursacht die uns bekannte Fällung eines globulinartigen Eiweißkörpers; und damit ist an sich jede Wirkung vernichtet. Aber selbst derart minimale Spuren von Salzsäure, die keine bleibende Trübung zu erzeugen vermögen, verzögern die Eiweißverdauung, die am besten bei normaler Darmreaktion oder im alkalisierten Darmsafte vor sich geht.

2. Die Art der Eiweißlösung und deren Produkte beweisen, daß wir es mit einem trypsinartigen, typischen Evertebratenferment zu tun haben. Das Fibrin zerfällt, ohne vorerst aufzuquellen (Frenzel s. S. 590 Fußn. 8). Biedermann (s. S. 590 Fußn. 9) (S. 149) zeigt wieder das gleiche für Natursaft, den er dem Mitteldarm von 10 großen hungernden Mehlwürmern entnimmt. Er verdünnt mit etwas destilliertem Wasser, und setzt Chloroformwasser hinzu. Schon nach 3 Stunden ist bröckeliger Zerfall einer Fibrinflocke bei 36° C nachzuweisen.

b) **Die Produkte:** Am anderen Tage ist die, wie dargetan, angesetzte Fibrinflocke bis auf einen Bodensatz aufgelöst. Die überstehende Flüssigkeit ist klar und schwach gelblich. Die Reaktion auf Lackmus ist immer noch schwach sauer. Setzt man dieser Flüssigkeit verdünnte Essigsäure zu, so entsteht stets noch ein reichlicher feinflockiger Niederschlag, wie im wässerigen Auszuge des Darminhaltes. Es handelt sich auch hier um jenen globulinhaltigen Eiweißkörper, der nach langem Stehen des Verdauungsgemisches (2. Tag) zwar an Masse abnimmt, sich aber immer noch mit Säure ausfällen läßt. In der gleichen Zeit aber hat der Bodensatz, den wir am ersten Tage fanden, an Menge abgenommen, am dritten Tage ist nur mehr wenig davon vorhanden. Neben Albumosen werden in der Flüssigkeit Aminosäuren: Tryptophan und Tyrosin, nicht aber Leucin nachgewiesen [1]).

c) **Keratinverdauung.** Wir haben gehört, daß manche Insekten von hornartigen Stoffen leben. Es ist also anzunehmen, daß diese Substanz, die ja gegen die Verdauungssäfte z. B. von Wirbeltieren so überaus widerstandsfähig ist, bei den in Frage stehenden Insekten auch ihr Ferment findet.

[1]) Eine Reihe anderer Autoren als die genannten weisen den trypsinartigen Charakter der Protease aus dem Mitteldarm verschiedener Insekten nach. Einige Beispiele: Biedermann und Moritz (Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1) weisen S. 43 bei Raupen (spez. Kohlweißling) eine energische tryptische Protease nach. Ihre Produkte sind: Albumosen, Peptone, Tryptophan. Gekochtes Fibrin wird ebensowenig angegriffen als gekochtes Eierklar. Dagegen wird durch das Ferment der gesamte plasmatische Inhalt aus den (gefressenen) Blattzellen herausgelöst (Plasma, Chromatophoren). Porta (Anat. Anz. Bd. 24, 1903, S. 97) findet trypsinartige Protease in den Blinddärmen von Periplaneta und Gryllotalpa. Portier (C. R. Soc. Biol. Paris T. 65, p. 343, 1909 und T. 66, 1910, p. 379) stellt den trypsinartigen Charakter des Ferments fest, mit dem die Larve von Dytiscus Außenverdauung bewerkstelligt. Jordan (Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 85) das gleiche für Carabus auratus. (In Fleisch, auf das der Käfer seinen Saft gespieen hatte, entwickelten sich, wenn man es in geeigneter Weise etwa 24 Stunden aufbewahrte, Tyrosindrusen. Kontrollpräparate lassen die Aminosäure vermissen.) Ferner Straus, J., Zeitschr. Biol. Bd. 52, 1908, S. 92 u. a. m. In jüngster Zeit hat Petersen unter Biedermanns Leitung den trypsinartigen Charakter der Protease im Mitteldarm der Honigbiene nachgewiesen. Er bediente sich dabei der von Abderhalden und Heise angewandten Methode, Darminhalt oder Darmwand mit einer 20%igen Lösung von Seidenpepton zusammenzubringen: Es bildeten sich stets Tyrosindrusen (Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121, spez. auf S. 140). Die Protease vermag, bei der Verdauung des Pollens, nur die Eiweißstoffe der mechanisch eröffneten Pollenkörner aufzulösen.

Wir wiesen schon darauf hin, daß nach Sitowski[1]) die Pelzmottenraupen (Tinea pellionella aber auch Tineola biselliella) von ganz reinem Keratin gar nicht leben können. Fett- und Eiweißreste in Haaren und Federn sollen die eigentliche Nahrung dieser Tiere sein. Mit Eierweiß kann man die Tiere gut füttern. Ob also bei ihnen eine Verdauung reinen Keratins überhaupt stattfindet, ist fraglich.

d) Nach **Erepsin** haben Sieber und Metalnikow[2]) im Extrakt des Darms der Wachsmottenraupen vergeblich gesucht: Zugesetztes Pepton wird nicht weiter verändert.

e) **Tyrosinase.** Neben der verdauenden auf Eiweiß, kommt dem Saft noch eine weitere Wirkung auf eins der Eiweißspaltprodukte zu: Tyrosin zu schwärzen. Diese Schwärzung war schon Frenzel aufgefallen (S. 298) und Biedermann (S. 152) zeigt, daß es sich um die Tätigkeit von Tyrosinase handelt, also jenes oxydierenden Fermentes, das Tyrosin (auch experimentell zugesetztes) zu schwärzen vermag. Die Tyrosinase des Mehlwurmmitteldarms ist äußerst empfindlich gegen Säure und Alkali.

f) **Chymosin.** Die Frage, ob das eiweißverdauende Ferment der Insekten auch Kasein zur Gerinnung bringen kann (Milchgerinnung, Labwirkung), glaubt Plateau[3]) verneinen zu müssen, und zwar für den Saft der Cöka von Periplaneta americana, sowie für den Kropfinhalt von Dytiscus, den Ösophagus- und Mitteldarminhalt (auch Mitteldarmextrakt) von Hydrophilus. Demgegenüber steht eine Angabe Dönhoffs[4]), daß Milch, die auf geöffnete Mitteldärme von Bienen gegossen wird, sofort gerinnt, eine Erscheinung, die nach Kochen der Därme unterbleibt. Auch Sieber und Metalnikow fanden den Extrakt des Darmes der Raupe von Galleria melonella auf die Milchgerinnung wirksam[5]).

3. Die Verdauung der Kohlehydrate.

Bezüglich der Verdauung der Kohlehydrate, im besonderen der Stärke, können wir uns nicht im gleichen Maße ein klares Bild machen wie für die Eiweißverdauung. Wir wollen hier mit dem Mehlwurm beginnen, bei dem wir am besten orientiert sind.

A. Stärke- und Zuckerverdauung. a) Bei der Larve von Tenebrio molitor. Daß der Mitteldarm des Mehlwurms eine Amylase abscheidet, beweist schon Frenzel[6]) (S. 297). Setzt er seiner „Verdauungsmasse" (Mitteldarmextrakt) dünnflüssige gekochte Stärke zu, so kann er schon nach etwa ½ Stunde durch die Trommersche Probe eine reduzierende Substanz nachweisen. Biedermann[7]) (S. 146) füttert seine Mehlwürmer mit Mehl und untersucht (mikroskopisch) nach einiger Zeit die

[1]) Sitowski, Bull. Acad. Sc. Craeovie 1905. Ref. Naturw. Rundsch. Bd. 21, 1906, S. 681. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie 1910, Cl. Sc. math. nat. Sér. B. p. 775.

[2]) Sieber und Metalnikow, Arch. ges. Physiol. Bd. 102, 1904, S. 269. Die Autoren untersuchen auch die eiweißverdauende Wirkung dieses Extrakts: koaguliertes Eiweiß widersteht, Fibrin wird nur bei alkalischer Reaktion gelöst.

[3]) Plateau, Bull. Acad. Belg. (2) T. 41, 1876, p. 1206.

[4]) Dönhoff, Nördl. Bienenztg. 1855, S. 287.

[5]) Sieber und Metalnikow, Arch. ges. Physiol. Bd. 102, 1904, S. 269. 5 ccm rohe Milch + 0,5 ccm Extrakt: die Milch gerinnt nach 2 Stunden 5 Minuten zu feinen Flocken.

[6]) Frenzel, Berlin. entom. Zeitschr. Bd. 26, 1882, S. 267.

[7]) Biedermann, Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105.

wurstförmige Inhaltmasse des Mitteldarms, die aus, mit Verdauungssaft durchtränktem Mehl besteht. Neben vielen unveränderten, erweist sich die Mehrzahl der Stärkekörner als korrodiert (angedaut). Auch über den Gang der Stärkeverdauung und die dabei entstehenden Produkte konnte Biedermann einige Angaben machen. Wenn er Stärkekleister mit dem wässerigen Auszuge des Mitteldarminhaltes zur künstlichen Verdauung ansetzte, so konstatierte er, „daß auch Dextrine ganz wie bei der Speichel- oder Pankreasverdauung der Wirbeltiere entstehen". Die Phenylhydrazinprobe zeigte die charakteristischen Nadelbüschel von Traubenzuckerosazon, während Biedermann „die mehr blattförmigen Krystalle von Maltosazon nicht mit Sicherheit zu konstatieren vermochte" (S. 147). Daß aber trotzdem wahrscheinlich aus der Stärke auch durch diese Amylase nur Maltose gebildet wird, aus der dann durch ein besonderes Ferment, Maltase, Traubenzucker entsteht, das zeigt die Anwesenheit solch einer Maltase, die Biedermann hat nachweisen können. (Die aus der zugesetzten Maltose entstandene Glukose wird durch die Phenylhydrazinprobe erkannt.)

b) Andere herbivore Larven. Die Raupen. Auch bei den Raupen finden sich Fermente, die Stärke und Zuckerarten zu lösen vermögen, recht allgemein. Schon Plateau hatte bei der Raupe von Cossus ligniperda Zucker in Mittel- und Enddarm gefunden (S. 80) und gezeigt, daß der Mitteldarmsaft der Raupe von Liparis dispar Stärke verzuckert [1]). Biedermann und Moritz [2]) untersuchten den natürlichen Darmsaft, den sie hungernden Raupen (z. B. von Pieris brassicae) entnahmen: Stärkekörner, im Hohlobjektträger dem Safte zugesetzt, erscheinen nach 12 Stunden stark „korrodiert". Doch wirkt der Raupensaft viel schwächer als der Mitteldarmsaft von Helix: der Raupensaft bildet aus Stärke hauptsächlich Erythrodextrin und nur sehr wenig Zucker. In der nämlichen Zeit liefert Schneckenamylase viel Zucker. — Über Stärkeverdauung durch Mitteldarmsaft oder -Extrakt von Raupen liegt noch eine Anzahl von Angaben vor, mit denen wir uns nicht eingehend beschäftigen können [3]). Daß auch Invertase im Raupendarm vorkommt, zeigt Axenfeld [4]) bei Carpocapsa pomonella (Apfelwickler); Straus [5]) findet das Ferment bei Raupen von Euproctis, Ocneria, Bombyx, Galleria und Hyponomeuta.

c) Ausgewachsene Insekten mit nachgewiesenen Kohlehydratfermenten des Darmes. Es gibt eine Anzahl ausgewachsener Insekten, bei denen der Nachweis von Kohlehydratfermenten im Mitteldarm ebenso gelang, wie bei den pflanzenfressenden Larven. Plateau [5]) vermischt Stärkelösungen mit dem Mitteldarmextrakt von Hydrophilus und kann schon nach 15 Minuten Zucker (Reduktion) nachweisen. Auch

[1]) Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875.

[2]) Biedermann und Moritz. Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1.

[3]) Sitowski (Bull. Acad. sc. Cracovie 1905. Ref. v. Wolff, Naturw. Rundsch. Bd. 21, 1906, S. 618) zeigt, daß die Raupe der Motte (Tineola biselliella) Stärke in sehr geringen Mengen verdaut. Sieber und Metalnikow (Arch. ges. Physiol. Bd. 102, 1904, S. 269) fanden Stärkeverdauung durch Darmextrakte der Wachsmottenraupe (Galleria melonella), besonders stark dann, wenn man dem Extrakt Alkali zusetzt. J. Straus, Zeitschr. Biol. Bd. 52, 1909, S. 95 fand Amylase bei Raupen von Euproctis chrysorrhoea, Ocneria dispar, Bombyx neustria, B. mori, Galleria melonella und Hyponomeuta. Bei Euproctis, Ocneria und Hyponomeuta fand sich auch Maltase. Die Fermente ließen sich teilweise auch bei den Puppen nachweisen.

[4]) Axenfeld, Zentralbl. Physiol. Bd. 17, 1904, S. 268.

[5]) Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875.

bei Lamellicorniern (Maikäfer und Nashornkäfer [Oryctes nasicornis]) findet nach Plateau Stärkeverdauung im Mitteldarm statt. Für die Honigbiene zeigt Petersen[1]), daß Stärke im Mitteldarm verdaut werden kann (Dextrinbildung) und daß die hierzu notwendige Amylase höchstwahrscheinlich dem Mitteldarm entstammt (keine Stärkeverdauung im Honigmagen). Invertase aber weist Axenfeld[5]) im Darme von einer Reihe von Insekten nach: Wespen, Dipteren[2]), Lepidopteren (Pieris, Vanessa).

d) Insekten (und Larven), deren Mitteldarm anscheinend **keine** Kohlehydratfermente sezerniert. Bei einer Reihe von Insekten hat man bislang vergeblich im Mitteldarm nach Fermenten gesucht, die imstande wären, Kohlehydrate zu verdauen. Einmal handelt es sich hier um ausschließliche Fleischfresser; dann aber um solche Insekten, denen scheinbar die Speicheldrüsen eine hinreichende Menge des in Frage stehenden Ferments liefern. α) Fleischfresser: Plateau[3]) findet, daß der wässerige Mitteldarmextrakt von Carabus und Dytiscus keine Stärke löst, bei Dytiscus gilt dies auch für den Kropfinhalt, der ja sicher als mit Mitteldarmsaft durchsetzt anzusehen ist. Weinland[4]) vermißt (wie gesagt) Amylase in den Entleerungen von Calliphoralarven, die hingegen doch eine Protease enthalten, und Axenfeld[5]) konnte bei Larven von Sarcophaga carnaria im Darm keine Inversion von Rohrzucker nachweisen.

β) Insekten mit Stärke verdauendem Speichel, bei denen man Amylase im Darmsaft nicht gefunden hat. Jousset de Bellesme[6]) konnte im Saft der Mitteldarmcöka von Periplaneta orientalis keine Amylase nachweisen und gelangte daher zur Ansicht, daß als einzige Amylase diejenige des Speichels in Betracht komme. Diese Angaben bestätigte neuerdings Porta[7]) für Periplaneta, aber auch für Gryllotalpa: Stärkekörner bleiben im Mitteldarm unverändert, Zucker läßt sich nicht nachweisen. Plateau[8]) konnte bei einem anderen Orthopter, Steteophyma, Zucker zwar im Kropf nachweisen, nicht aber im Mitteldarm. Er schließt, daß der Zucker im Kropf resorbiert wird, wo er wohl durch Speichel erzeugt wurde und daß eben der Mitteldarm kein zuckerbildendes Ferment besitzt.

Der Extrakt des ausgewaschenen Darmes von Aphrophora salicis, deren Speichel Amylase enthält, löst nach Gruner[9]) keine Stärke auf. Axenfeld[5]), der im Bienenhonig Invertase und etwas Amylase gefunden

---

[1]) Petersen, Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121 (auf S. 146). Invertase dürfte bei Bienen nur im Speichel vorkommen.

[2]) Auch bei Sarcophaga carnaria, deren — im Gegensatz zum Imago — carnivore Larve keine Invertase besitzt. Das gleiche zeigte später Weinland bei Calliphora vomitoria für Amylase, die er bei der Larve vermißt, bei der ausgewachsenen Fliege (allerdings im Extrakt des ganzen Tieres) aber nachweist (Zeitschr. Biol. Bd. 49, 1907, S. 490 (Imago).; ibid. Bd. 47, 1906, S. 232 (Larve). Straus (l. c.) findet hingegen Amylase, Maltase und Invertase sowohl beim Imago, als bei Larven und Puppen von Calliphora vomitoria (unter Weinlands Leitung).

[3]) Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875.

[4]) Weinland, Zeitschr. Biol. Bd. 47, 1906, S. 232. Siehe aber den Abschnitt „Andere Kohlehydratfermente".

[5]) Axenfeld, Zentralbl. Physiol. Bd. 17, 1904, S. 268.

[6]) Jousset de Bellesme, C. R. Acad. Sc. Paris T. 82, 1876, p. 97.

[7]) Porta, Anat. Anz. Bd. 24, 1903, S. 97. Siehe aber Basch, Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. math. nat. Kl. Bd. 33, 1859, S. 234, der angibt, im Mitteldarm von P. orientalis Amylase gefunden zu haben.

[8]) Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875.

[9]) Gruner, Zool. Anz. Bd. 23, 1900, S. 435.

hatte, fand, wenn er die einzelnen Teile des Darmtraktes in Rohrzuckerlösungen brachte, nur den Vorderdarm mit Ausschluß des Honigmagens nennenswert wirksam, so daß er an der Sekretion der Invertase durch den Darm (Mittel- und Enddarm) zweifelt und eher an ein nach hinten geschwemmtes Vorderdarmferment glaubt.

Genug, wenn wir auch allen diesen Versuchen keine allzu große negative Beweiskraft einräumen können — die meisten wurden ja nur mit Extrakten ausgeführt, und mit solchen hatte Biedermann auch beim Mehlwurm negative Erfolge — so ist es doch keineswegs von der Hand zu weisen, daß eine Anzahl Insekten in ihrem Mitteldarm keine Amylase und keine Invertase bereiten. Sei dies nun, weil sie als Fleischfresser der Amylase nicht (wesentlich) bedürfen, sei es, weil ihre Speicheldrüsen ihnen die nötige Menge solcher Fermente zu erzeugen vermögen.

B. Andere Kohlehydrattermente.

Es handelt sich für manche Insekten auch darum, sich Kohlehydrate nutzbar zu machen, die nicht zu den gewöhnlichen Nahrungsmitteln der Tiere zu rechnen sind. Im besonderen werden wir solches Vermögen bei Insekten erwarten können, die z. B. im Holz leben. Holz ist reich an Pentosan (Xylan), es würde den holzfressenden Tieren verloren gehen, verfügten sie nicht über eine „Xylanase". Eine solche findet Gaston Sellière [1]) besonders bei Larven von Phymatodes variabilis, einem Cerambyciden, der z. B. Buchenholz angreift, wo er zwischen Rinde und Holz Gänge gräbt, beide Bestandteile fressend. Nun enthält die Rinde 18,90% Pentosan, das Holz 23,54%. Der Larvenkot aber 18,48%. Nimmt man als gefressen einen Mittelwert aus dem Pentosangehalt von Rinde und Holz, so würde sich ein Verlust an Pentose im Larvendarm und damit Verdauung erschließen lassen. In der Tat findet sich auch eine Xylanase im Mitteldarm der Larve: Ein Extrakt von 30 Mitteldärmen von Hungertieren, nebst dem in ihnen enthaltenen Saft, produziert bei 38° C in 24 Stunden (unter Chloroformwasserzusatz) aus 1 g Pappelxylan eine reduzierende Substanz, welche Pentosereaktion gibt. Etwas ganz Analoges findet D. Axenfeld [2]) bei Seidenraupen in der letzten Periode vor der Verpuppung. Ihr Darm soll zur Stärke- und Rohrzuckerverdauung nicht imstande sein, hingegen gewisse Glykoside, die sich in Maulbeerblättern befinden, wie Äsculin, besser noch Salicin, derart zerlegen, daß reichlich Zucker entsteht (Raupendärme werden in wässerigen, aufgekochten [3]) Extrakt der Maulbeerblätter gelegt). So vermag sich die Seidenraupe diese giftigen Stoffe, gegen die sie immun ist, noch nutzbar zu machen. — Außer den oben genannten Fermenten ist von J. Straus [4]) bei Insektenlarven noch Inulinase (zerlegt Inulin in Fruktose — Bombyx mori, Hyponomeuta, Calliphora), Raffinase (für das Trisaccharid Raffinose; Euproctis, Ocneria, Bombyx, Calliphora etc.), endlich Laktase (Euproctis, Bombyx mori, Hyponomeuta, ferner beim Imago von Calliphora, nicht bei dessen Larve) gefunden worden.

[1]) Sellière, C. R. Soc. Biol. T. 57, I, 1905, p. 940.

[2]) Axenfeld, Zentralbl. Physiol. Bd. 17, 1904, p. 268.

[3]) Er muß gekocht sein, da im ungekochten Extrakt, durch ein, der Pflanze gehöriges Ferment, Zucker entsteht.

[4]) Straus, Zeitschr. Biol. Bd. 52, 1909, S. 95. Am eigentümlichsten ist das Vorhandensein eines milchzuckerspaltenden Ferments (Laktase) bei diesen Tieren. Ob es sich hier um ein spezifisch milchzuckerspaltendes Ferment handelt, dürfte fraglich sein. Bemerkenswert ist ferner, daß Straus auch bei Puppen verschiedene Fermente für Kohlehydrate findet.

C. Ist ein zelluloselösendes Ferment (Cellulase oder Cytase) vorhanden?

Wir müssen diese Frage nach Angabe aller Autoren, die sich mit ihr beschäftigt haben, verneinen. Der Mitteldarmsaft vom Mehlwurm löst weder echte Zellulose (Baumwolle, Papierfasern) noch die Zellulose von Zellwänden (verfütterte Kleie), noch „lösliche Zellulose“ [1]). Schon Plateau [2]) hatte im Mitteldarm der Hydrophiliden Zelluloselösung vermißt. L. Sitowski [3]) meint, daß nicht einmal für die Raupen von Tineola biselliella Zelluloselösung (Baumwolle! Papier) in Frage komme. Sehr bemerkenswert ist, daß auch den blätterfressenden Raupen jedes Vermögen fehlt, Zellulose, also die Zellwände der gefressenen Blätter aufzulösen. Das hat wohl zuerst O. Kellner [4]) (mit T. Sako und J. Sawano) (S. 71) bei der Seidenraupe, für die „Rohfaser“ des Maulbeerblattes gezeigt. Biedermann und Moritz [5]) bewiesen das gleiche bei der Raupe von Pieris brassicae: jede Art von Zellulose, die Zellwände zarter Blätter, Endospermien: alles widersteht dem reinen Saft auch bei 30° C, und nie wird von den gefressenen Blättern im Innern des Darmes etwas von den Zellwänden aufgelöst. Die Folgen hiervon werden uns bald beschäftigen.

4. Die Fettverdauung.

Plateau begnügt sich mit dem Nachweis, daß der Verdauungssaft der Insekten Fett zu emulgieren vermag. So bei Periplaneta americana [6]) und im Mitteldarm von Carabus, Dytiscus (Fetttröpfchen-Emulsion im klaren Mitteldarminhalt) und von der Raupe von Liparis dispar [2]). Jousset de Bellesme [7]) geht (für Periplaneta orientalis) weiter; er weist nach, daß diese Emulsion, welche der Saft der Cöka erzeugt, haltbar ist und mit der Zeit saure Reaktion gewinnt. Während nun Frenzel (S. 298) [8]) nicht glaubt, in der Lage zu sein, die Anwesenheit einer Lipase bei Tenebriolarven aus seinen Versuchen erschließen zu können, weist Biedermann [9]) eine solche beim gleichen Objekte nach: Mit Lackmus blau gefärbter Milch wird der Auszug von 2—3 safterfüllten Mehlwurmdärmen (Hungertiere) zugesetzt (35° C). Schon nach etwa 1 Stunde erfolgt Farbumschlag in Rot.

Fett- und Wachsverdauung bei der Raupe von Galleria melonella. Die Lebensweise der Wachsmotte ist uns bekannt. Sieber und Metalnikow [10]) ziehen 130 mit Sand zerriebene Därme mit 30 ccm

---

[1]) Biedermann, Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105. „Lösliche Zellulose“ ist Filtrierpapier, das mit Natronlauge von 50% behandelt wurde. Vgl. W. Hoffmeister, Landwirtsch. Jahrb. Bd. 17, 1888, S. 239.

[2]) Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875.

[3]) Sitowski, Bull. Acad. Sc. Cracovie 1905 (Ref. Naturw. Rundsch. Bd. 21, 1906, S. 681).

[4]) Kellner, Landwirtschaftl. Versuchsstation Bd. 30, 1884, S. 59.

[5]) Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1. Nach Petersen (Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121) vermögen Honigbienen die Schalen der Pollenkörner in ihrem Darme nicht aufzulösen (S. 139).

[6]) Plateau, Bull. Acad. Belg. (2) T. 41, 1876, p. 1206.

[7]) Jousset de Bellesme, C. R. Acad. Sc. Paris T. 82, 1876, p. 97.

[8]) Frenzel, Berlin. entom. Zeitschr. Bd. 26, 1882, S. 267.

[9]) Biedermann, Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105. Petersen (Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912 S. 121) findet bei der Honigbiene, „daß das meiste Fett, auch der normalen Nahrung, den Darm passiert, ohne gespalten oder resorbiert zu werden“ (S. 149).

[10]) Sieber und Metalnikow, Arch. ges. Physiol. Bd. 102, 1904, S. 269.

Kochsalzlösung aus und setzen jeden Versuch mit 1—2 ccm von dem Extrakt an. Mit diesem Extrakt wurde Monobutyrin, ferner Kalbs- und Rindsfett gespalten. Es fragte sich nun, ob in diesem Extrakt, wie zu erwarten, auch ein wachsspaltendes Ferment vorhanden sei (S. 284): „Wachs war unter der Einwirkung des Extraktes brüchiger geworden, die Reaktion der Flüssigkeit hatte sich jedoch nicht merklich geändert, woraus man fürs erste schließen muß, daß die im Wachs enthaltenen Äther nicht zersetzt worden waren." Später sagt Metalnikow [1]): „Obgleich es mir bis jetzt noch nicht gelungen ist, dieses Ferment (für die Auflösung des Wachses) aus dem Darm abzuscheiden, so ist es nichtsdestoweniger vorhanden, indem das Wachs, welches von den Raupen aufgenommen wird, sich in deren Darm in gelöstem Zustande vorfindet." Seltsamerweise gelingt ihm, wenn auch nicht im Darm, so doch im Blut (Phagocyten) der Nachweis eines Ferments, das imstande ist, Tuberkelbazillen mit ihrer Wachshülle und auch das Wachs dieser Bazillen, unabhängig von ihnen, aufzulösen [2]).

5. Hilfsfermente.

In der Literatur finden sich einige Angaben darüber, daß Insekten möglicherweise von den Fermenten niederer Wesen Gebrauch machen. Escherich [3]) findet in gewissen Darmzellen von Anobium paniceum Hefezellen als normale Kommensalen, und meint, diese können vielleicht dem Wirt durch ihre Fermente nützlich werden. In neuester Zeit zeigt P. Buchner [4]) bei Hemipteren, daß diese Symbiose kein vereinzelter Fall ist. Er findet solche Symbionten in recht verschiedenartigen Körperzellen (Darmepithel, Fettzellen u. a.). Wenn sich diese Resultate auch in vielen Fällen noch nicht ernährungsphysiologisch verwerten lassen, so ergaben sich doch bei Anobium und zahlreichen Verwandten Anhaltspunkte dafür, daß die Symbionten den Insekten einen Teil der Verdauungsarbeit abnehmen: Es scheint, daß mit dem Cellulosegehalt der Nahrung des betreffenden Insekts, auch die Quantität jener Pilze in den Darmzellen enorm zunimmt. Die Untersuchungen sind aber noch nicht abgeschlossen. Bogdanow [5]) gibt an, daß die Entwicklungsfähigkeit der Larven von Calliphora vomitoria von der Anwesenheit von Bakterien begünstigt wird, die durch ihre Fermente offenbar die Außenverdauung der Larven begünstigen. Statt der Bakterien konnte der Autor auch Trypsin zusetzen und erzielte schnelle gute Entwicklung. Insbesondere werden neuerdings auch Mikroorganismen für die Holzverdauung der holzfressenden Insekten verantwortlich gemacht, da ja (wenigstens) niederen

[1]) Metalnikow, Zentralbl. Bakt. Parasit. Abt. I, Orig. Bd. 41, 1906, S. 54, 188 und 391.

[2]) Bounoure (C. R. Acad, Sc. Paris T. 152, 1911, p. 228), teilt einiges mit über die Wirkungsintensität der wichtigsten Fermentgruppen bei einigen Käfern mit verschiedener Lebensweise. Wie zu erwarten, findet er die energischste Proteolyse bei reinen Fleischfressern (Dytiscus marginalis), die geringste bei reinen Pflanzenfressern (Melolontha, Polyphylla). Das Umgekehrte gilt für Amylase, Invertase und Lipase.

[3]) Escherich, Biol. Zentralbl. Bd. 20, 1900, S. 350.

[4]) Buchner, Paul, Arch. Protistenkunde Bd. 26, 1912 (auch separat Jena. G. Fischer 1912) im Druck; nach brieflicher Mitteilung.

[5]) Bogdanow, Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt. 1908, S. 173.

pflanzlichen Wesen nicht selten die Fähigkeit zukommt, Holz aufzulösen (siehe Einleitung)[1]).

6. Das Schicksal der Nahrung im Mitteldarm der Insekten.

Wir müssen nun noch die Frage beantworten, welche Veränderungen die wirklich von den Insekten aufgenommene Nahrung im Mitteldarm erleidet. Nur wenig Angaben beziehen sich auf diese Frage.

a) Eiweißartige Nahrung (Fleisch, Blut etc.).

Plateaus[2]) Angaben über die Verdauungsvorgänge an gefressenem Fleisch im Kropf des erwachsenen Dytiscus, erwähnten wir schon, als wir die Leistungen des Kropfes besprachen. Ist die Kropfverdauung beendet, so tritt die Nahrung halbverflüssigt in den Mitteldarm, während der Kropf sich völlig leert. Im Mitteldarm verwandelt sich die visköse, grünliche Masse in einen weißen bis schmutzig gelblichweißen Brei, um schließlich in eine klare Flüssigkeit, mit fein verteilten Fetttröpfchen überzugehen (Carabus, Dytiscus).

Eigentümliche Verhältnisse lassen sich bei der Verdauung des gesogenen Blutes durch Mücken, z. B. Culex pipiens, nachweisen[3]). Serum und Blutkörperchen trennen sich: Das Serum sammelt sich im vorderen (erweiterten) Viertel des Mitteldarms, während die hinteren drei Viertel von den Blutkörperchen eingenommen werden. (Auch bei Anopheles, Grassi). „Dann erfolgt zunächst eine Lösung des Hämoglobins, das Serum wird gelb, die Blutkörperchen werden farblos und zwar schreitet dieser Prozeß von der Peripherie gegen das Zentrum des bald sehr dicht werdenden Blutkuchens vor; dann beginnt erst in derselben Richtung der Zerfall der Erythrozyten (roten Blutkörperchen), und ihre vollständige Auflösung. Die nicht resorbierbaren Substanzen des Hämoglobins scheinen dann bald wieder ausgefällt zu werden in Form von krystallinischen braunen bis schwarzen, stark lichtbrechenden Körnchen, die nach Vollendung der Verdauung als der Hauptinhalt des Magens auffallen und dann durch den Enddarm abgeführt werden“ (S. 422). Die Schnelligkeit dieses Prozesses ist von der Temperatur abhängig; Culex ♀: bei 26° C ist der Magen in 2 Tagen leer, bei 8° C nach 6—8 Tagen[4]).

b) Pflanzennahrung. Am einfachsten liegen die Dinge, wenn man Stärke verfüttert. Dann lassen sich, wenn man den Mitteldarminhalt nach einiger Zeit mikroskopisch untersucht, an den Stärkekörnern, die stets noch in großer Zahl vorhanden sind, typische Korrosionserschei-

---

[1]) Vgl. Portier, P., Digestion phagocytaire des chenilles xylophages des Lépidoptères. Exemple d'union symbiotique entre un insecte et un champignon. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70, 1, 1911, p. 702. Symbiose chez les larves xylophages. Etude des microorganismes symbiotiques, ibid. p. 857. Passage de l'asepsie à l'envahissement symbiotique humoral et tissulaire par les microorganismes dans la série des larves et des Insectes, ibid. p. 914. Auf die eigenartigen Vorgänge bei dieser Symbiose können wir nicht näher eingehen. Grassi, B. (Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 20, Sem. 1, 1911, p. 725) findet, daß Termiten, die in Symbiose mit Protozoen leben, sie nicht entbehren können, und hält ihre Beihilfe bei der Zelluloseverdauung (Holz) für möglich.

[2]) Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875, Mém. 2.

[3]) Schaudinn, F., Arb. Kais. Gesundheitsamt Bd. 20, 1904, S. 387.

[4]) Ein schichtweises Vorrücken des Verdauungsprozesses von der Peripherie zum Zentrum des Mitteldarminhaltes beobachtet auch Holtz bei Nematus (Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 39, 1909, S. 683.) Bezüglich der Verdauung bei Mücken siehe auch Léon, N. Ann. Biol. Paris Vol. 1, 1911 p. 7 (mir nicht zugänglich).

nungen beobachten [1]). Daß auch andere Bestandteile, etwa von Blättern, verdaut werden, hörten wir schon: Biedermann hat die Lösung des Gesamtinhaltes angeschnittener Zellen im Raupendarm und bei künstlicher Verdauung mit Raupendarmsaft nachgewiesen. Gräfin M. v. Linden [2]) zeigt, daß Vanessenraupen in ihrem Darm Chlorophyll tiefgreifend verändern, es entsteht ein roter Farbstoff, mit dem wir uns noch werden zu beschäftigen haben.

Ganze Blattstücke erscheinen bei der Raupe von Pieris brassicae im Kote noch ebenso grün, als im normalen Zustande, und die meisten Zellen solcher Stücke behalten ihren normalen Habitus, trotz des Durchgangs durch den Raupendarm, bei. Biedermann und Moritz [3]) wiesen die Ursache dieser Erscheinung nach:

Der Mitteldarmsaft der Raupe löst keine Zellulose, wie wir hörten, und vermag auch nicht, an sich lösliche Substanzen aus intakten Zellen herauszuverdauen: selbst Stärke findet sich in den uneröffneten Zellen noch, so daß — wenn überhaupt — sie nur in ganz geringen Mengen herausgelöst worden ist. Nur solche Zellen, welche die Raupe beim Fressen aufgebissen hat, oder — bei künstlicher Verdauung kleiner Blattschnitte — die das Messer angeschnitten hat, finden sich ihres Inhaltes beraubt. Alles andere wird unverändert als Kot wieder abgegeben. Mit dem Grade, den unter solch eigenartigen Umständen die Ausnützung erreicht, werden wir uns später zu beschäftigen haben. Biedermann und Moritz weisen darauf hin, daß eine sukzessive Einwirkung von Schneckensaft (Zellulase, aber keine Protease) und Raupensaft (umgekehrt), bis auf Epidermis und verholzte Gefäßbündel, das ganze Blatt zur Lösung bringt.

Ganz ähnlich findet auch im Bienendarm eine mangelhafte Ausnützung des Pollens statt, da nur Körner mit verletzter Schale leergedaut werden können [4]).

F. Die Sekretion des Mitteldarmsaftes bei den Insekten.

1. Die sezernierenden Zellen.

Bezüglich der Tätigkeit der Darmzellen verhalten sich die Insekten (ähnlich wie die Myriapoden) wesentlich anders, als die meisten übrigen Tiere. Bei fast allen Tiergruppen, die uns bislang beschäftigten, abgesehen von den niedrigsten, bei denen die „Phagocytose" noch vollkommen vorherrscht, waren wir imstande, mindestens zwei Zellarten zu unterscheiden: Absorbierende und Saft sezernierende. Dadurch hatten wir die Gewähr, daß jede wahrnehmbare Erscheinung in solch einer Zelle sich unmittelbar oder mittelbar auf den einen Vorgang bezog, dem die Zelle diente. Besondere Granula im Plasma der Sekretionszellen sahen wir als das noch unverflüssigte Sekret an.

[1]) Biedermann, Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105 (S. 146) am Mehlwurm. Ist sehr viel Mehl aufgenommen worden, so geht ein großer Teil der Stärke völlig unverändert in den Enddarm über. Ich habe derartig korrodierte Stärke im Mitteldarm von Periplaneta gesehen.

[2]) v. Linden, Arch. ges. Physiol. Bd. 98, 1903, S. 1.

[3]) Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1 (Raupe S. 43 ff.). Auch Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875, Mém. 2. Ich habe dasselbe bei der Seidenraupe oft gesehen.

[4]) Petersen, H. Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121 (auf S. 139).

Fanden wir aber Einschlüsse in den Absorptionszellen, so hatten wir ein Recht, sie für ein Umbildungsprodukt der aufgenommenen Stoffe zu betrachten. Gewiß gibt es auch Angaben über getrennte Sekretionszellen und Absorptionszellen bei Insekten (z. B. Larven von Ptychoptera contaminata, van Gehuchten [1]). Allein abgesehen davon, daß die Funktion, im besonderen der Absorptionszellen nicht durch Experiment festgestellt wurde, handelt es sich doch nur um vereinzelte Fälle. Fast überall wird nun von den Autoren der Epithelbesatz des Mitteldarms, als in seiner Gesamtheit sezernierend beschrieben, und die Blinddärme machen davon im ganzen keine Ausnahme [2]). Andererseits haben wir allen Grund, dem Mitteldarm auch die Absorption nicht abzusprechen. Für Fett ist die Absorption im eigentlichen Mitteldarm öfters beobachtet worden, und bei Raupen (Vanessa) machte Gräfin v. Linden [3]) die Resorption des verdauten Chlorophylls sehr wahrscheinlich, und zwar im ganzen Mittel-

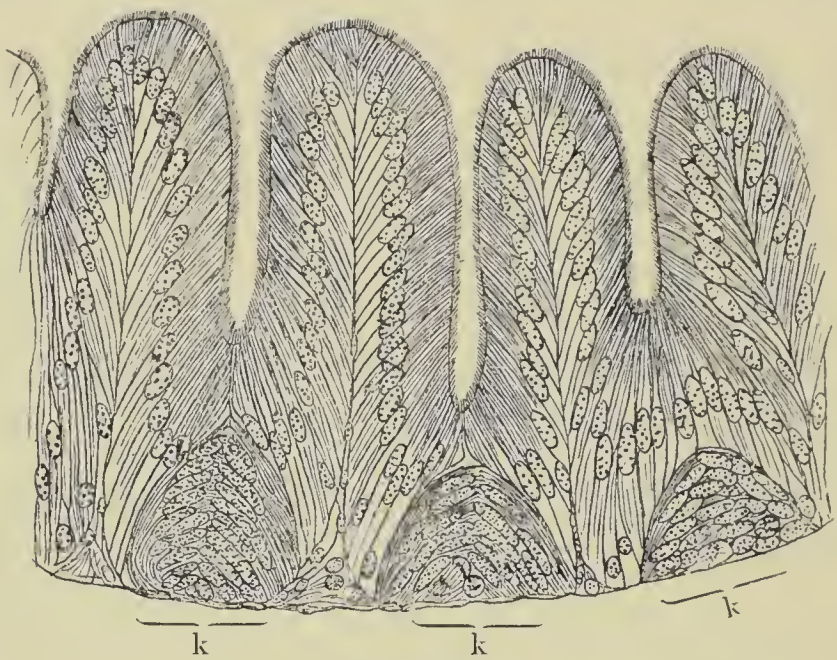


Fig. 269.

Periplaneta orientalis. Epithel des Mitteldarmes (Bildung scheinbarer Zotten und „Krypten", k) (nach J. Frenzel aus Biedermann).

darmepithel, das sie mit grünen Farbstofftröpfchen etc. dicht erfüllt fand. (Siehe unter Absorption.)

Genug, Sekretion und Absorption, und doch scheint in den meisten Fällen das Mitteldarmepithel bei den Insekten im wesentlichen von einer einzigen Zellart gebildet zu werden [4]).

Freilich neben den eigentlichen aktiven Zellen sind im Mitteldarm noch andere Elemente beschrieben worden. So erwähnen Frenzel und andere Autoren „Schleimzellen"; allein wir können

[1]) v. Gehuchten, La Cellule T. 6. 1890. p. 183.

[2]) Daß der Mitteldarm wirklich den Saft sezerniert, ergibt sich nicht nur aus dem histologischen Bild, sondern auch aus den Versuchen mit Extrakten, die sich, wie wir oben sahen, in vielen Fällen wirksam erwiesen, auch wenn der Darm erst gründlich ausgewaschen worden war. Auch zeigen Mitteldarmstücke Selbstverdauung (Frenzel, Berlin. entom. Zeitschr. Bd. 26. 1882. S. 267 (auf S. 300).

[3]) v. Linden, Arch. ges. Physiol. Bd. 98. 1903. S. 1.

[4]) z. B. Cuénot, L., Arch. Biol. Gand. T. 14. 1896, p. 293, auf p. 307: „Etant donné l'identité de toutes les cellules de l'intestin moyen et des diverticules" bei Orthopteren.

sie nicht als alleinige Sekretionszellen betrachten, da auch die, neben ihnen vorkommenden einfachen Mitteldarmzellen sezernieren. Eine große Rolle spielen sie gewiß nicht (siehe weiter unten). Dann müssen wir noch gewisse kleine Zellen von mehr embryonalem Habitus erwähnen (Fig. 269 k), die niemals das Lumen des Mitteldarms erreichen. Doch das sind überhaupt noch keine aktiven Elemente, wir werden sie als Ersatzzellen für die eigentlichen Bildner des Mitteldarmepithels kennen lernen. Trotz dieser Existenz von Zellen, die das Darmlumen nicht erreichen, ist das Mitteldarmepithel der Insekten doch durchaus als einschichtig aufzufassen: Von Stelle zu Stelle sind Häufchen der Epithelzellen embryonal (und teilungsfähig) geblieben, und da sie von den großen „Zylinder"zellen vollkommen umwachsen werden, so bilden sie am Boden des Epithels „Krypten" [1]).

Allgemeines über den Zellhabitus: Die „zylindrischen" hohen Sekretionszellen sind durchweg mit „Stäbchensaum" versehen, einem Gebilde, dem bei der Sekretion kaum irgendwelche aktive Bedeutung zukommen dürfte. Je nach Zustand der Zelle zeigt der Stäbchensaum eine andere Form. Das Plasma der ausgebildeten Epithelzelle ist feinkörnig und kann mannigfache Einschlüsse enthalten.

2. Das Sekret innerhalb der Zellen.

Von den mancherlei Einschlüssen der Mitteldarmzelle ist nur für wenige der Beweis erbracht, daß wir sie als Vorstufe des Sekrets aufzufassen haben.

„Gleich Frenzel [2])", sagt Adlerz [3]), „betrachte ich als Digestionssekret die teils festen, teils flüssigen, teils formlosen, teils charakteristisch geformten, teils gefärbten, teils farblosen Absonderungsprodukte, welche, deutlich gesondert vom plasmatischen Inhalt der Zelle, in den ausgebildeten Mitteldarmzellen einen mehr oder minder großen Platz einnehmen, bis sie, Kern und Restplasma verdrängend, den größten Teil der ganzen Zelle ausfüllen." In den meisten Fällen, für die ein einigermaßen strenger Nachweis des Sekretcharakters vorliegt, handelt es sich eher um feine Granulationen, die auch zur Bildung größerer Sekretmassen zusammentreten können oder aber um Flüssigkeit, die man freilich höchstens an ihren Spuren, den Vakuolen, oder bei konserviertem Material zuweilen am Gerinnsel erkennen kann. Adlerz [3]) beschreibt

[1]) Bei einigen Insekten beschrieb Frenzel diese Gebilde als Drüsenkrypten. Doch ist man allgemein von dieser Auffassung abgekommen und betrachtet sie nur mehr als Regenerationsherde des sich stets abnützenden Epithels (Frenzel, Arch. mikr. Anat. Bd. 26, S. 229; auch Faussek, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 45, 1887, S. 694 spricht von Drüsen). Hingegen treten für regenerative Funktion ein: Adlerz, G., Bihang. K. Svensk. Vet.-Akad. Handl. Bd. 16, Afd. 4, 1890, Nr. 2; Ziegler, H. E. [und O. vom Rath], Biol. Centralbl. Bd. 11, 1891, S. 372 (auf S. 381) und S. 744 (auf S. 752 — Periplaneta orientalis), Rengel, C., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 62, 1897, S. 1.; Oudemans etc.

[2]) Frenzel, Arch. mikr. Anat. Bd. 26, 1886, S. 229 beschreibt bei einer großen Zahl von Insekten mannigfache solche Einschlüsse. Diese Mannigfaltigkeit deutet Adlerz wie oben zu sehen an. Auf die Frenzelschen Angaben im einzelnen einzugehen dürfte nicht zweckentsprechend sein: farblose oder mehr oder weniger intensiv gefärbte Krümel, Tropfen, Körner, Kügelchen, krystallartige Stäbe „werden gemeinsam als „Sekretkörper" gedeutet, was, wenigstens in dieser Allgemeinheit, sicher nicht als zutreffend gelten kann" (Biedermann, Handbuch S. 756). Frenzel untersucht Orthopteren, Hemipteren, Dipteren, Hymenopteren, Lepidopteren, Coleopteren nebst deren Larven.

[3]) Adlerz, Bihang K. Svensk. Vet.-Akad. Handl. Bd. 16, Afd. 4, 1890, Nr. 2.

z. B. die Sekretmasse bei Periplaneta (americana) als „große, scharf begrenzte Vakuolen, die oberhalb des Kernes liegen und oft eine körnige Masse oder etliche größere färbbare Körper enthalten". „Bei Locusta sieht man im oberen Teil der Sekretzellen gewöhnlich eine einzige größere, gelbgefärbte, stark lichtbrechende Sekretmasse", daneben findet sich auch feinkörniges Sekret (S. 38). Bei Gryllus (campestris und domesticus) beschreiben Légér und Dubosq [1]) das Sekret innerhalb der Zelle als stets fest: teils hyalin, teils in Form stark färbbarer Körner (Chromatin), während bei der Larve von Ptychoptera contaminata van Gehuchten [2]) keinerlei festes Sekret findet und daher schließt, daß das Sekret hier in flüssiger Form vorhanden sei; doch kann man diese Flüssigkeit auf Schnitten nicht nachweisen.

Neben diesen und anderen geformten oder flüssigen Sekreten, neben den von Frenzel beschriebenen mannigfachen Zelleinschlüssen, finden sich bei manchen Insekten noch Eiweißkrystalle teils in den Kernen, teils im Plasma der Mitteldarmzellen. Wir werden diese Gebilde (neben so manchen der „Sekretkörper" Frenzels) vorderhand als Produkte der Absorption und des Wiederaufbaues, also etwa als Reserven betrachten. Wir wollen sie daher im Zusammenhang mit der Absorption und der Bildung von Reservestoffen besprechen.

3. Stammt das Sekret aus dem Zellkern?

Mehrere Autoren wollen diese Frage bejahen. So Légér und Duboscq. Adlerz sagt: „Zum mindesten ein Teil der festen Sekretionsprodukte leitet seinen Ursprung von dem einen, oder den wenigen größeren Chromatinklumpen ab, welche im Kern der jungen Zelle auftreten" (Nucleolen?). „Im gleichen Maße, als die Kerne während der verschiedenen Sekretionsstadien in der Zelle höher hinaufsteigen, und die für die Sekretion charakteristischen Formveränderungen erleiden, verlieren sie ihren Chromatingehalt" (S. 17). Diese Kerne, in der ruhenden Zelle oval, werden größer und nehmen unregelmäßige Form an. Die färbbaren Körner, die als Sekretmasse im Plasma auftreten, gleichen ihrerseits durchaus Chromatinkörnern. In neuerer Zeit kommt Holtz [3]) zu ähnlichen Resultaten und belegt sie mit Mikrophotographien (bei Nematus, einer Blattwespe). Er beschreibt im Kern große Körner oder Schollen, die teilweise in eine Menge kleiner Körner zerfallen. Diese sammeln sich am inneren (oberen) Pol des Kernes an, die Kernmembran platzt und die Körner treten nebst Saft in das Protoplasma [4]).

4. Die eigentliche Sekretion.

Die durchaus vorherrschende Form der Absonderung ist die „blasenförmige": Im Zustande sekretiver Tätigkeit der Zelle,

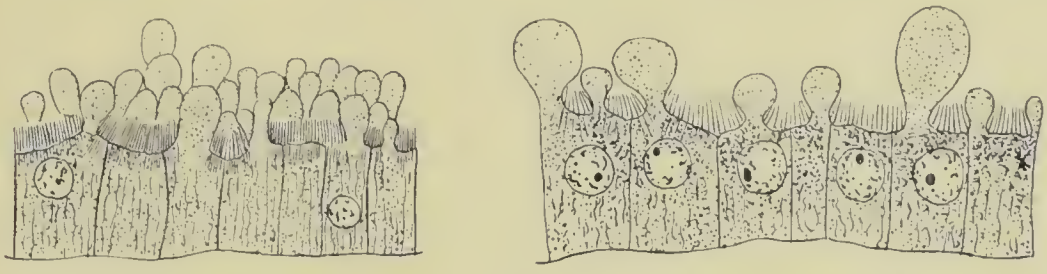
[1]) Légé und Dubosq, Arch. Zool. expér. (3) T. 8, 1900, p. XLIX.

[2]) van Gehuehten, La Cellule T. 6, 1890, p. 183. Ptychoptera ist ein Dipter (U.-O. Nematocera).

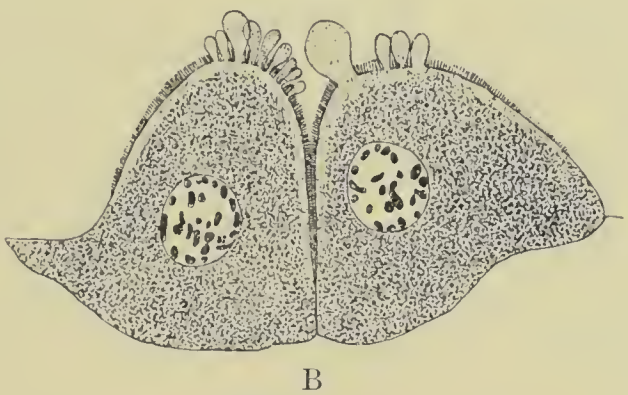
[3]) Holtz. Anat. Hefte, Abt. 1. Bd. 39, 1909, S. 683.

[4]) van Gehuehten, La Cellule T. 6, kommt hingegen auf p. 249 zum Schlusse, daß bei Ptychopteralarven der Kern bei verschiedenen Sekretionsstadien keine Veränderungen aufweist und daher an der Sekretion offenbar keinen Anteil nehme. Schimmer, andererseits schreibt bei Myrmecophila der Chromatolyse des Kernes eine Hauptrolle bei dem, die Sekretion begleitenden Auflösungsprozeß der Mitteldarmzellen zu (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 93, 1909, S. 409, spez. S. 499; genauere Beschreibung der Vorgänge an den Kernen, vergl. auch Fig. 271 und 275).

treibt das Sekret die Zellfront, sei es zu (meist mehreren) kleinen, gestielten Blasen, sei es zu einer einzigen, die ganze Zellfront einnehmenden Vorwölbung auf, die sich durch Platzen in den Mitteldarm entleert, oder sich abschnürt und erst im Mitteldarm zur Lösung kommt. Neben dieser Sekretion, bei welcher die Zelle erhalten bleibt, und nach einem „Ruhestadium" (siehe Absorption!) später wieder in sekretive Tätigkeit treten kann, gibt es auch ein Abstoßen ganzer Zellen. Möglich, daß es Insekten gibt, bei denen jegliche Sekretion mit dem Abstoßen der ganzen Mitteldarmzellen einhergeht; im allgemeinen aber dürften ganze Zellen erst dann in das Lumen gelangen, wenn sie nach mehreren Sekretionsperioden ihre Rolle ausgespielt haben, oder richtiger, wenn sie ihre Rolle zum letzten



A



B

Fig. 270.

A Ptychoptera contaminata (Larve). Mitteldarmzellen (Sekretionszellen) im Zustande der Absonderung. B Calliphora vomitoria (Larve). 2 Mitteldarmzellen im Zustande der Sekretion (nach Van Gehuchten aus Biedermann).

Male spielen, denn sie werden abgestoßen mit Saft, ja im besonderen dann, wenn die Zelle vorn durch einen einzigen großen Sekretraum vollständig vorgetrieben erscheint (Adlerz). Bei alledem wird durch das Vortreten der Protuberanzen der Zellsaum beiseite geschoben, so daß die Bläschen mit nackter Plasmahülle versehen, leicht ihren Inhalt abgeben können [1]).

[1]) Dieser Zellsaum spielt sicherlich bei der Sekretion keine aktive Rolle. van Gehuchten und andere schreiben ihm die Rolle zu, die Zelloberfläche zu schützen, Holtz hält ihn für ein, bei der Absorption dienendes Gebilde, und was solcher Ansichten mehr sind. Zweifellos ist aber, daß die Sekretion mit dem Saum rechnen muß. Das sieht man schon an dem mannigfaltigen Habitus des Saumes je nach Zustand der sezernierenden Zelle: Rengel (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 62, 1897. S. 1) sagt: „Wir finden (beim Mehlwurm) sehr oft das gesamte Epithel an der Innenseite mit einer homogenen Schicht überzogen. Häufig tritt an die Stelle dieser Schicht ein ganz deutlicher Härchensaum"; die Anordnung dieser Härchen (Stäbchen) kann verschiedenartig sein, „schließlich kann aber auch das Epithel auf der freien . . . Oberfläche völlig nackt sein": Offenbar haben wir hier drei Stadien eines Zyklus, bestehend aus

a) Die Abschnürung von Sekretblasen. α) Mikroskopische Untersuchungen.

Daß die vortretenden Zellenden oder die gestielten Blasen wirklich ihren Inhalt dem Mitteldarm übergeben, kann man am besten da sehen, wo Abschnürung erfolgt und die Blasen etc. sich noch eine Zeitlang im Mitteldarm nachweisen lassen. So bei Larven von Ptychoptera contaminata (van Gehuchten l. c. S. 234): Einzelne der abgeschnürten Blasen sind sogar noch gestielt. Das Vortreten der Protuberanzen dürfte vielleicht dem Quellungsdruck des, im Plasma sich lösenden Sekrets zuzuschreiben sein. Diese Form der Sekretion ist bei sehr zahlreichen Insekten beobachtet worden. Wir erwähnten Adlerz, der allein schon seine Untersuchungen an vielen Formen ausführte; dann van Gehuchten bei Ptychoptera, Holtz bei Nematus. Biedermann[1]) bestätigte diese Befunde für den Mehlwurm. Er sah, daß die Zellfront (in der vorderen Hälfte des Mitteldarms) „mit pilzförmigen, rundlichen Hervorragungen dicht besetzt war". — Andere Publikationen neueren, wie älteren Datums schließen sich dem an[2]), so daß man den Einwänden Vignons[3]) und Semichons[4]), daß es sich bei alledem um „Kunst-

Neubildung — fertigem Saum — Abstoßung. Das „ruhende Epithel" ist nach Adlerz stets mit Saum versehen, der, wenn die Zelle ihre sekretive Tätigkeit beginnt, sich „auflöst" und schwindet (Adlerz). van Gehuehten beschreibt den Vorgang ganz analog und seinen Figuren (Fig. 270) entnimmt man, wie die sekretiven Plasmaprotuberanzen den Saum beiseite drücken. Nur in den Mitteldarmblinddärmen der Larve von Ptychoptera contaminata, wo im übrigen die Sekretion sich abspielt wie im Mitteldarm selbst, beobachtet er gelegentlich das Abschnüren von, mit dem Saum umgebenen Sekretblasen, die dann seeigelartig mit den Stäbchen besetzt erscheinen. Doch wird man auch daraufhin nicht auf irgendwelche Bedeutung des Saumes für die Sekretion schließen wollen. Ja nach Holtz soll der Saum, ohne zerstört zu werden, von den Sekretblasen nur auf die Seite geschoben werden, um sich späterhin einfach wieder zu schließen (Nematus, vergl. auch Fig. 271 und 275 bei Periplaneta).

[1]) Biedermann, Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105.

[2]) Ähnliche Vorgänge beschreiben: Mingazzini, P., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 9, 1889 (—91), S. 1 (auf S. 48), bei Lamellicornierlarven; Voinov, Bull. Soc. Se. Buearest T.7, 1898, Nr. 6 (n. Biedermann) (Larven von Libellula, Aeshna); Deegener, P., Arch. Naturgesch. Jahrg. 75, Bd. 1, 1909, S. 71, bei Raupen von Deilephila euphorbiae; Schimmer, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 93, 1909, S. 409 (bei Myrmecophila einer Grylloideengattung) spez. S. 499; Steudel (noch nicht gedruckt).

[3]) Vignon, P., Arch. Zool. expér. (3) T. 7, 1899, p. XVII. Er erhält allerdings auch schon dann die Blasen als Kunstprodukt, wenn er den Darm mit Deckglas beschwert.

[4]) Semichon, L., Bull. Mus. Hist. nat. T. 8, 1902, p. 527 (Bombus agrorum). Petersen (Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121) hält bei der Honigbiene die „pseudopodienartigen Ausstülpungen, die zwischen den Haaren des Bürstenbesatzes herausragen" ebenfalls für Kunstprodukte. Man kann willkürlich solche Gebilde durch gewisse Reagentien erzeugen. Nach Fixierung mit doppelchromsaurem Kali, mit Formol und Essigsäure, sind diese Blasen nicht zu sehen (S. 126). Ich glaube, daß es sich in verschiedenen Fällen um verschiedenartige Protuberanzen handelt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß, insbesondere bei Hymenopteren, durch Reagentien hyaline blasenartige Vorsprünge der Zelloberfläche erzeugt werden können. Steudel beobachtete solche im Mitteldarm von Wespen, an Zellen, die bestimmt nicht sezernierten (es handelte sich um absorbierende Elemente). Mit sekreterfüllten Blasen aber waren diese hyalinen Protuberanzen nicht zu verwechseln. Ich selbst sah bei Periplaneta orientalis, an Mitteldarmzellen, deren momentane Tätigkeit mir unbekannt war, pilzförmige Protuberanzen, wie van Gehuehten sie beschreibt. Sollte es sich auch hierbei um Kunstprodukte gehandelt haben, so bliebe allerdings ihr vereinzeltes Vorkommen rätselhaft. Aber auch sie waren mit den, sich abschnürenden, als solche nachweisbaren Sekretblasen nicht zu verwechseln. Das Zusammentreffen unserer Sekretionserscheinungen mit bestimmten Phasen der Eisenabscheidung, und nur mit diesen, bürgt dafür, daß Plasmazerfall und Abschnürungen, als normale Vorgänge beim Sekretionsakte anzusehen sind (siehe β).

produkte" handle, keine allzu große Bedeutung beimessen kann. Die von Semichon verlangte Untersuchung nach Osmiumfixierung und in frischem Zustande sind längst ausgeführt worden: Biedermann konservierte mit Osmium (S. 135) und van Gehuchten (S. 234) hat seine Resultate an frischem Material, ohne jede Zutat bestätigt: die Blasen waren dann klar und strukturlos. Hätten beide erstgenannten Autoren recht, so wäre nicht einzusehen, warum bei Zellen, die sich nicht im Zustande sekretiver Tätigkeit befinden, diese Kunstprodukte (in der Regel) nicht entstehen (oft von mir gesehen).

β) Experimenteller Beweis dafür, daß wir es bei den Abschnürungen mit Sekretion zu tun haben.

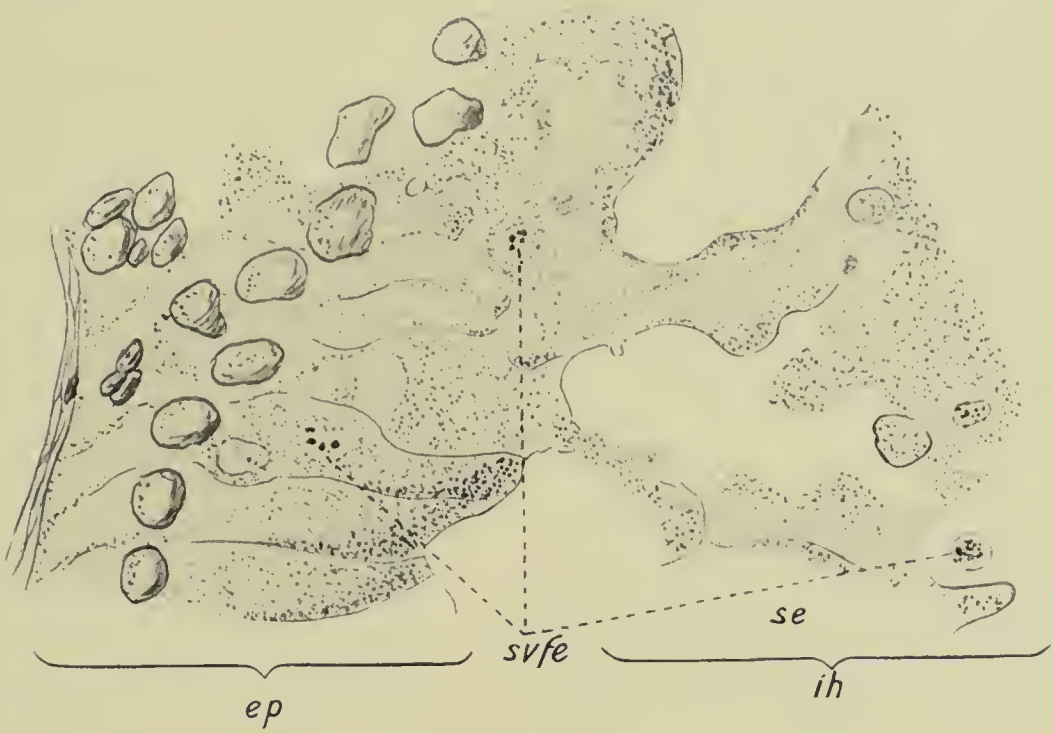


Fig. 271.

Periplaneta orientalis. Epithel eines Mitteldarmcökums im Zustande der sekretiven Tätigkeit. ep Epithel, ih Inhalt des Lumen, se Sekret, svfe Sekretvakuolen mit Eisen (letzteres im Orig. als blaue Körnchen — Berlinerblau-Reaktion). Die 3 untersten Zellen zeigen beginnende Sekretionstätigkeit, die bei den Zellen in der Mitte ihren Höhepunkt erreicht hat: Man sieht deutlich das Sichergießen ihres Inhaltes. Zu beachten ist auch die eisenhaltige abgeschnürte Plasmablase im Sekret (Orig. von Steudel).

Daß die im obigen mitgeteilten Schlüsse aus histologischen Bildern den Tatsachen entsprechen, bewies Steudel [1]). Er injizierte Eisenpräparate, sowie Kongorot verschiedenen Insekten, z. B. Periplaneta, oder Carabus auratus in die Leibeshöhle und wies später diese Substanzen in den Zellen der Mitteldarmgebilde nach. Diese Zellen befanden sich, falls sie unsere Indikatoren aufgenommen hatten, jeweils im „Sekretionszustand" der Histologen. Zuweilen war dieser noch nicht weit vorgeschritten, das Eisen fand sich dann erst in der Nähe der Zellbasis (Carabus-Mitteldarm, Periplaneta-Cöka). Oder aber das Sekretionsstadium war vorgeschritten, das Eisen ließ sich teilweise in der Zellfront nachweisen, die durch ihren Reichtum an Safträumen zerfallen aussah. Oder man

[1]) Steudel (erscheint Zool. Jahrb., Abt. Physiol.). Siehe Jordan, H. und A. Steudel, Verh. deutsch. zool. Ges. 1911, S. 272.

sah im Lumen abgeschnürte Sekretblasen, die Eisen enthielten (Periplaneta-Cöka, Fig. 271).

b) Das Abstoßen ganzer Zellen und ganzer Epithelien. Hat die Zelle eine Zeitlang kleinere oder größere Blasen abgeschnürt, so geht sie, wie wir sahen, endlich zugrunde, indem sie neben dem Sekret auch den übrigen Inhalt, Plasma und Kern in den Mitteldarm entleert (Adlerz, van Gehuchten) [1]).

Daß aber oft auch sehr ausgedehnte Zellbezirke des Mitteldarms auf diese Weise auf einmal zugrunde gehen, das lehren Arbeiten von Bizzozero[2]) Rengel[3]) und Biedermann[4]). Bizzozero fand am Mitteldarm von Hydrophilus piceus ein periodisches Abstoßen und Neubilden des Epithels. Rengel bestätigte dies für Hydrophilus piceus, Hydrobius fuscipes, Hydrobius caraboides (und einige Lamellicornier) und machte bemerkenswerte Angaben über die Mechanik dieses Vorgangs. Es ist wahrscheinlich, daß ganz allgemein das Austreten der dem Untergang geweihten Zellen unter dem Druck der heranwachsenden Ersatzzellen vor sich geht (Adlerz). Allein bei den Arten, bei denen das periodische Abstoßen des gesamten sekretorischen Epithels zur eigentlichen Sekretionsmethode wird, finden wir auch besondere Vorrichtungen hierzu: Wir hörten, daß der Mitteldarm vieler Insekten mit einer Unzahl kleiner Blinddärme besetzt ist. Bei den Carabiden und Dytisciden z. B. sind es echte Blinddärmchen, mit nachweislich verdauender Funktion. Anders bei Hydrophiliden und manchen Lamellicorniern. Hier sind sie viel kleiner. Sirodot[5]) beschreibt sie bei Lamellicorniern als Krypten in der Darmwand, und in der Tat sind sie, auch funktionell, nicht mit den Blinddärmen, sondern mit den Krypten von Ersatzgewebe zu vergleichen, welche wir kennen lernten. Richtiger: das distale Ende jedes kleinen Schlauches besteht aus je einem „Regenerationsherd" (Fig. 272 a),

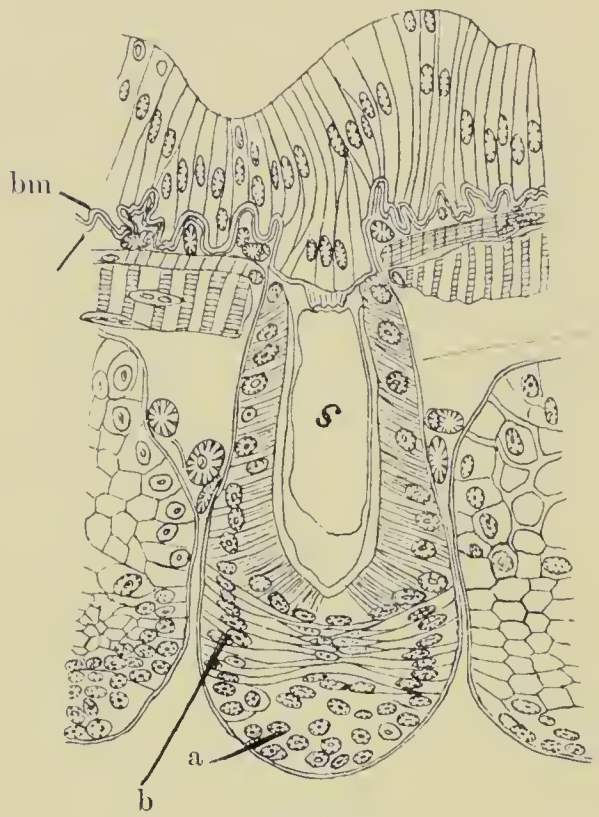


Fig. 272.

Hydrophilus piceus (Imago). Schnitt durch den Mitteldarm (Krypte). a Regenerationsherd, b, c zwei Generationen jugendlicher Epithelzellen, bm Basalmembran, s Sekret der Krypte (nach Rengel aus Biedermann).

[1]) Siehe auch Frenzel, Arch. mikr. Anat. Bd. 26, 1886, S. 301.
[2]) Bizzozero, J., Arch. mikr. Anat. Bd. 44, 1893 (nach Biedermann, l. c.).
[3]) Rengel, C., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 63, 1898, S. 440.
[4]) Biedermann, W., Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105.
[5]) Sirodot, Ann. Sc. nat. Zool. (4) T. 10, 1858, p. 141 (Maikäfer, Nashornkäfer). Er hat freilich den Gegensatz zu den Blinddärmchen der Fleischfresser und überhaupt die wahre Bedeutung dieser Krypten nicht erkannt. Vgl. auch Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875, Mém. 2.

während die Wand aus den Produkten dieses Lagers: jungen, noch nicht eigentlich funktionierenden Darmzellen in zwei verschiedenen Stadien (b. c.) besteht. Auch sie sondern einen Saft ab, der aber, wie Sirodot schon fand, mit dem Mitteldarmsaft nicht identisch ist [1]).

Der Kryptensaft hat aber auch mit der Verdauung nichts zu tun und gelangt nicht einmal in den Mitteldarm, denn der kleine Hohlraum unserer Zotten steht zu der Zeit, die wir beschreiben, (Fig. 272) und die einer Epithelabstoßung voraufgeht, mit dem Mitteldarm gar nicht in Verbindung. Ursprünglich gewiß nichts, als eine Ausstülpung, wird „die verhältnismäßig enge Mündung jedes Divertikels durch die Annäherung und Aneinanderlagerung der gegenüberliegenden (d. h. die Mündung umstehenden) Epithelzellen geschlossen" (Rengel, S. 442). Auch die starke Basalmembran (bm) beteiligt sich am Verschluß der Divertikel. Soll nun das Darmepithel abgestoßen werden, so gewinnen unsere abgeschlossenen Divertikel an Länge, durch Neubildung des Epithels. Durch reichliche Absonderung des erwähnten Divertikelsaftes steigt — wie man an der Gestalt der Schläuche sehen kann — in ihnen der Druck. Durch diesen wird die Basalmembran und damit das Mitteldarmepithel abgehoben: es gelangt in den Darm. Freilich sagt Rengel nichts darüber, was das abgestoßene Epithel im Darm für eine Bedeutung hat. Biedermann [2]) aber meint, es „kann die Tatsache, daß sich bei den genannten Käfern in kurzen Zwischenräumen von etwa 36 Stunden die ganze Epithelschicht des Mitteldarms erneuert, wohl kaum einen anderen Sinn haben, als den, die notwendigen Verdauungsenzyme frei und verfügbar zu machen".

Die **Regeneration** des Epithels geht stets von den Keimlagern aus, die sich in einer der beiden von uns erwähnten Formen bei allen Insekten finden dürften (Adlerz, Rengel). Bei den Formen mit regenerativen Divertikeln, durch die auch das Epithel beseitigt wird, breitet sich, von den Divertikeln ausgehend, das neue Epithel, das ihre Wände bildet, auf der mesodermalen Unterlage des alten, als neues einschichtiges Epithel aus (Rengel S. 446) [3]).

5. Weitere Zellarten.

„Schleimzellen". Frenzel beschrieb im Mitteldarm, neben den erwähnten Elementen, und zwar eigentlich nur bei Raupen und bei Larven vom Dermestes lardarius „Schleimzellen" [4]). Neuerdings beschreibt sie auch Deegener [5]) (als Calicocyten) bei Deilephilaraupen. Von der

[1]) Sirodot, l. c. S. 183. Der Inhalt der Krypten trübt sich kaum mit Essigsäure, während im verdauenden Safte durch dieses Reagens reichlicher Niederschlag gebildet wird.

[2]) Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, auf S. 137; ferner Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 2, Hälfte 1, S. 771.

[3]) Schaudinn, Fr., Arb. Kais. Gesundheitsamt Bd. 20, 1904. S. 387, beobachtet auch bei Culex nach der Verdauung, im ganzen Darmkanal Epithelregeneration; ob auch hier die vorhergehende Abstoßung des Epithels dazu dient, Enzyme zu befreien, ist nach Schaudinns Angaben noch gar nicht zu sagen. Nach Schimmer spielt auch bei der Grylloideengattung Myrmecophila das Abstoßen des ganzen Mittel- und Blinddarmepithels bei der Sekretion eine wichtige Rolle. Die einzelnen Sekretions-(Abstoßungs-)Perioden folgen sich in kurzen Abständen (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 93, 1909, S. 409, spez. S. 499).

[4]) Frenzel, Berlin. entom. Zeitschr. Bd. 26, 1882, S. 267 (auf S. 277).

[5]) Deegener, Arch. Naturgesch. Jahrg. 75, Bd. 1, 1909, S. 71. Auch Mingazzini spricht von solchen bei Lamellicornierlarven (Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 9, 1889, S. 1).

Bedeutung dieser Elemente können wir uns kein Bild machen, sie sind nur in — relativ zu den anderen Zellen — geringer Zahl vorhanden und wurden bis jetzt bei anderen Formen vermißt, so z. B. von Biedermann, der beim Mehlwurm (l. c. S. 135) vergeblich danach suchte (auch Rengel). Es wird an ihnen, so gut wie an anderen Zellen ein Sekretionsprozeß beschrieben.

Noch weitere Angaben über besondere Zellarten liegen vor: So beschreibt Escherich [1]) bei Anobium paniceum zwei Zellarten im Mitteldarm, von denen die eine mit den uns bekannten einheitlichen Mitteldarmzellen zu analogisieren sein mag, die andere aber grobe Körner enthält, die als Sproßpilze anzusehen sind. An den Falten des Epithels sitzen diese Zellen in den Vertiefungen, während die anderen auf den Vorsprüngen sich befinden. Der Sproßpilz läßt sich auf Traubenzucker (nicht aber auf Gelatine) züchten und Escherich ist der Ansicht, daß die Fermente dieser Hefe dem Verdauungsprozeß des Anobium zugute kommen, wie wir das auf S. 597 ausführten (hauptsächlich bei der Larve)

6. Wann wird sezerniert?

Die stärkste Sekretion findet dann statt, wenn der Darm leer ist (im Hunger). Deegener beobachtet Sekretion insbesondere histologisch, nach 48stündigem Hunger. Ferner sah auch Steudel [2]), daß das Sekretionsstadium der Zellen jeweilig im Hunger auftrat.

7. Wo wird sezerniert?

Nicht überall scheint das ganze Epithel sich in gleicher Weise an der Saftlieferung zu beteiligen. So ist z. B. bei den Larven von Ptychoptera contaminata nur die vorderste und die hinterste Partie des Mitteldarms mit Sekretionszellen besetzt [3]). Genaueres weiß man über die Topographie der Absorptionszellen dieser Tiere (siehe Absorption).

Die Beteiligung der Blindschläuche an der Sekretion.

Daß die regenerativen Divertikel am Mitteldarm mancher pflanzenfressender Käfer (Hydrophiliden, Lamellicornier) sezernieren, hörten wir, aber auch, daß es sich um den Verdauungssaft hierbei nicht handelt.

Ganz anders verhalten sich die äußerlich den genannten so ähnlichen, zahlreichen, kurzen Mitteldarmcöka der fleischfressenden Käfer (Carabiden, Dytisciden). Sie stehen dauernd mit dem Mitteldarm in Verbindung: Sirodot [4]) injiziert in den Mitteldarm Flüssigkeit; diese dringt in die „Zotten" ein und erweitert sie (S. 180). Das Epithel der Cöka ist durchaus gleich dem Epithel des Mitteldarms [5]) und es dürfte keinem Zweifel unterliegen, daß sie sich an der Saftsekretion beteiligen [6]). Sirodot [4]) findet Saft in den eröffneten Schläuchen und spricht sie als „glandes gastriques" an, ihnen jegliche Absorption absprechend (freilich ohne Beweise und, wie wir zeigen, fälschlich).

[1]) Escherich, Biol. Zentralbl. Bd. 20, 1900, S. 350.

[2]) Steudels Arbeit ist noch nicht erschienen. Sie wurde unter meiner Leitung ausgeführt. (Erscheint Zool. Jahrb., Abt. Physiol.)

[3]) van Gehuchten, La Cellule T. 6, 1899, p. 183.

[4]) Sirodot, S., Ann. Sc. nat. Zool. (4) T. 10, 1858, p. 141.

[5]) Frenzel, Arch. mikr. Anat. Bd. 26, auf S. 246.

[6]) Plateau (Mém. Acad. Belg. 1875, T. 41, Mém. 2); Meckel, Müllers Arch. 1846, S. 40.

Die längeren, dafür vereinzelten Schläuche vieler anderer Insekten dürften zweifellos ebenso als einfache Mitteldarmausstülpungen aufzufassen sein. Man denke an Gryllotalpa, wo ähnlich wie bei höheren Crustaceen der Mitteldarm fast völlig zur Bildung der Cöka verwandt worden ist. (Frenzel, Steudel). Wir werden die Cöka von Orthopteren als Absorptionsorgane kennen lernen. Hier genügen uns folgende Zeugnisse für die Sekretion in solchen Schläuchen:

Orthopteren. Der Bau des Epithels in den Blinddärmen und im Mitteldarm ist der gleiche [1]). Nur Plateau [2]) beschreibt bei Locustiden und Acridiern in den Blinddärmen andere Zellen als im Mitteldarm. Sollte sich das bewahrheiten, so würde das an der Tatsache der Sekretion von seiten dieser Schläuche, gar nichts ändern; im Gegenteil, Plateau hält sie sogar selbst für spezialisierte Drüsen. Daß das für Periplaneta nicht stimmt, werden wir im Abschnitt über Absorption, wie gesagt, sehen. Bewiesen hat man die Sekretion in den Blinddärmen früher eigentlich nur auf histologischem Wege [3]), denn die Tatsache, daß die Cöka z. B. bei einer hungernden Küchenschabe safterfüllt sind [4]), ist noch kein strenger Beweis dafür, daß der Saft daselbst abgeschieden wurde.

In gleicher Weise zeigt für die Larve des Dipters Ptychoptera contaminata van Gehuchten [5]), daß die 8, etwa 3—4 mm langen Cöka gleiches Epithel haben, wie der Darm und vor allem, daß sich in ihnen Sekretionszellen nachweisen lassen, deren Tätigkeit van Gehuchten (S. 253) auch beschreiben konnte (siehe oben). Am stärksten findet die Sekretion an der Basis der Schläuche statt.

Neuerdings hat nun Steudel den experimentellen Nachweis (Methode siehe oben) erbracht, daß bei Periplaneta die Cöka sich tatsächlich an der Saftsekretion beteiligen. Dagegen gelang es nicht, die Sekretion des Mitteldarms durch Eisen nachzuweisen. Doch steht die saftabsondernde Tätigkeit auch des Mitteldarms außer allem Zweifel (Histologie, Injektion von Kongorot in die Leibeshöhle, das später in den Zellen nachgewiesen wird). Dieses (verglichen mit den Blinddärmen) abweichende Verhalten des Mitteldarms, Eisen gegenüber, deutet vielleicht auch auf andersgeartete Sekretion in diesem Darmteile hin.

G. Die peritrophische Membran.

Bei vielen Tieren lernten wir eine eigenartige Hülle kennen, die den Kot im Enddarm umgibt. Durch diese Hülle zusammen-

---

[1]) Meckel, Müllers Arch. 1846, S. 40, Gryllus campestris; Milne-Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparées de l'homme et des animaux, Paris 1859, T. 5, p. 608; Adlerz, Bihang. Svensk. Vet.-Akad. Handl. Bd. 16, Afd. 4, Nr. 2.

[2]) Plateau, Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875, Mém. 2.

[3]) Cuénot, L., Arch. Zool. expér. (3) T. 6, p. LXV, findet bei Periplaneta die Cökazellen in „starker sekretorischer Tätigkeit". — Ferner Adlerz, l. c. S. 38. Bei Periplaneta americana und Locusta viridissima, im besondern bei letzterer Form, soll die Sekretion derart vorherrschen, daß das Epithel niemals in den Ruhezustand übergeht und die regenerativen Zellgruppen stärker entwickelt sind als im Darm, als Gegengewicht gegen den starken Zellverbrauch. So faßt er die Cöka gleich Plateau als „spezifisch sekretorische Organe" auf.

[4]) Plateau, F., Bull. Acad. Belgique (2) T. 41, 1876, p. 1206. Man kann sich leicht vom Vorhandensein des Saftes in den Blinddärmen bei Hungertieren überzeugen.

[5]) van Gehuchten, La Cellule T. 6, 1899, p. 183.

gehalten, wird er als feste, mehr oder weniger wurstförmige Masse abgegeben (Aphrodite, Crustaceen etc.). Hierbei mag es sich stets um eine Schutzvorrichtung für die Darmzellen handeln, sahen wir doch überhaupt in vielen Fällen eine Art Tendenz, die Mitteldarmzellen vor Hartteilen der Nahrung zu schützen. Ich erinnere an die Filtervorrichtungen bei Aphrodite aculeata und bei Malacostraken. Die Schutzmittel, welche bei den Insekten zur Anwendung kommen, zeichnen sich wieder durch einige Mannigfaltigkeit aus: So lernten wir bei Gryllotalpa eine rohrartige Einrichtung kennen, die aus dem Chitin des Vorderdarms bestehend den Mitteldarm (= Cökamündung) überbrückt und feste Nahrungsbestandteile an ihm vorbei, unmittelbar dem Enddarm zuführt, während die verdauten Substanzen zwischen den Spalten der, das Rohr bildenden Chitinlamellen hindurch, das Mitteldarmepithel erreichen können

An Stelle solch festen Chitingebildes treten nun bei den anderen Insekten Zellsekrete, die allerdings auch eine chitinartige Konsistenz annehmen. Sie umgeben den Darminhalt mit einer geschichteten Hülle. Diese „peritrophische Membran“[1]) entsteht, wie es scheint, bei den einzelnen Insekten nicht in gleicher Weise, wenn sie auch wohl stets als ein Abscheidungsprodukt von (Vorder- oder Mittel-) Darmzellen aufzufassen ist. Von den „Kothüllen“ anderer Tiere unterscheidet sich diese Membran z. B. dadurch, daß sie den Chymus schon im verdauenden Darmteile umkleidet.

1. Die Membran wird durch abgestoßene Zellsäume gebildet. In sehr vielen Fällen scheint die peritrophische Membran nichts anderes zu sein als der, bei jeder beginnenden Sekretion abgestoßene „chitinige“ Zellsaum [2]), der solcherart mehrere übereinandergeschichtete Hüllen bildet. „Bei Ameisen- und Wespenlarven, deren Mitteldarm noch nicht in Verbindung mit dem Enddarm steht, umschließen die . . . Membranen einander in Form konzentrischer Säcke, von der gewöhnlich nur der innerste Futterstoffreste enthält“ (Adlerz). Schiemenz[3]) findet bei Bienenlarven auf dieser Membran eine, den Darmzellen entsprechende polyedrische Felderung, die ja wohl auch für die, von Adlerz angenommene Sekretionsweise spricht, und auch Biedermann [4]) glaubt, die geschichtete Membran, die er beim Mehlwurm in der, für andere Insekten dargetanen Anordnung findet, als Produkt der Zellablösung auffassen zu können: Er findet nämlich zwischen den einzelnen Schichten Zelleinschlüsse aus den Mitteldarmzellen, die also zeigen, daß wir es bei der Membran mit einem Abkömmling des Epithels zu tun haben. Auch sah er gelegentlich ganze Lagen abgestoßenen Epithels im Darm (siehe auch das oben über

[1]) Den Namen gab ihr Balbiani (Arch. Zool. expér. (2) T. 8, 1890). Ältere Literatur über das Gebilde: Pagenstecher, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 14, 1864. S. 408, (hält die Membran für ein Sekret der Speicheldrüsen): Metschnikoff, ibid. Bd. 16, 1866, S. 407 hält sie für ein chitinöses Gebilde, ebenso Anton Schneider (Schneiders Zool. Beitr. Bd. 2, 1890, S. 82) u. a. m.

[2]) Adlerz, Gottfried, Bihang. Svensk. Vet.-Akad. Handl. Bd. 16, Afd. 4, Nr. 2.

[3]) Schiemenz, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 38, 1883, S. 71. Bei der ausgewachsenen Honigbiene beschreibt neuerdings Petersen die Membran ausführlich (Arch. ges. Physiol. Bd. 195, 1912, S. 121). Er faßt sie gleichfalls als ein Produkt des Mitteldarmepithels auf, das sich schichtweise um die Nahrung legt. Abgestoßene Epithelzellen liegen zwischen den Schichten. Von Zeit zu Zeit löst sich innen eine Lage vom Vorderdarm-„Zapfen“ ab, knäult sich auf, und schließt ihren Inhalt, wie in einen Sack, ein (S. 134).

[4]) Biedermann, Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105.

Sekretion Gesagte). Freilich glaubt Biedermann bezüglich der eigentlich kutikulären Hüllen eher, daß es sich um die Basalmembran des abgestoßenen Epithels handelt[1]).

Das System von Hüllen ist vorn weich und locker gefügt, „die einzelnen Lamellen stehen weit voneinander ab und flottieren schließlich ganz frei in der schleimigen Masse" (die zwischen den Lamellen sich befindet). „Nach hinten legen sie sich dagegen immer enger zusammen und bilden schließlich eine ziemlich derbe, widerstandsfähige Haut" (Arch. ges. Physiol. Bd. 72, S. 131). Die Membran widersteht Pepsinsalzsäure 24 Stunden lang vollkommen und bleibt sogar in Kalilauge, selbst beim Erhitzen, ungelöst; ein Verhalten, welches allerdings die Berechtigung zu geben scheint, an eine chitinartige Substanz zu denken[2]).

2. Die Membran ist ein Sekret besonderer Zellen. Anders liegen die Dinge bei den Orthopteren und bei manchen Dipteren und Dipterenlarven. Bei den Orthopteren setzt sich die Membran nach Cuénot[3]) an den Vorderdarmzapfen an, der in den Mitteldarm hineinragt. Dieser Autor beschreibt die Membran als einen Zylinder, der am Ende des Vorderdarmzapfens befestigt ist. Auch hier handelt es sich um ein Zellprodukt; doch werden bei den Orthopteren einige wenige, eigens spezialisierte Zellen für dieses Produkt verantwortlich gemacht. Sie befinden sich da, wo das Vorderdarmepithel des Zapfens in das Mitteldarmepithel übergeht, als erste Mitteldarmzellen (z. B. Ectobia, Periplaneta). Die Zellen unterscheiden sich nur wenig von den übrigen Mitteldarmzellen, enthalten aber weder Ferment noch Fett (Fig. 273).

Bei den Dipteren endlich ist die Sekretion der peritrophischen Membran wiederum Aufgabe bestimmter Zellbezirke des Übergangs von Vorder- zu Mitteldarm; so bei der Ptychopteralarve[4]) wahrscheinlich einer schmalen Zellzone in dem vordersten Teil des Mitteldarms, dessen Lumen durch den hineinragenden Zapfen

Fig. 273.
Sagittalschnitt durch den Verdauungstrakt von Ectobia livida (ein Teil vom Mitteldarm ist weggelassen). œ Ösophagus, v Vorderdarmzapfen, der frei in den Mitteldarm ragt, m Beginn des Mitteldarms, m' Ende des Mitteldarms, r Malpighische Gefäße, t Enddarm, mp peritrophische Membran (nach Cuénot).

[1]) Handbuch Bd. 2, H. 1, S. 772.

[2]) Peters (l. c. S. 135) meint, es könne sich bei der Honigbiene nicht um Chitin handeln. Die Membran löst sich in verdünnter Salzsäure auf (nicht in Kochsalzlösung oder Kalilauge). Ferner gibt sie Eiweißreaktionen. Jedenfalls dürfte auch im allgemeinen, bei der Bezeichnung der Membran als „chitinartig", Vorsicht am Platze sein.

[3]) Cuénot, L., Arch. Biol. Gand. T. 14, 1896, p. 293.

[4]) van Gehuchten, La Cellule T. 6, 1890, p. 184.

Ringform erhält („Proventricule", S. 226 und 274). Bei Culex pipiens (und Anopheles) scheint der ganze, vielfach gefaltete „Zapfen" das Sekret zu liefern: wir erinnern uns, daß nach Schaudinn dieses Gebilde bei der Nahrungsaufnahme völlig aus dem Mitteldarm herausgezogen werden kann und dann als kropfartige Erweiterung („Proventriculus") das gesogene Blut aufnimmt. Aufgabe dieses „Proventriculus" ist es, „das Blut mit einer feinen, gallertigen Schicht, einem chitinähnlichen Umwandlungsprodukt der Cuticula seiner Epithelzellen" zu umhüllen (Schaudinn[1]) S. 413) (Fig. 261).

3. Die Bedeutung der Membran. Über die Bedeutung der Membran liegen nur Vermutungen vor: Sie dürfte im allgemeinen ein Schutz für das Mitteldarmepithel sein: Ferment und Verdautes diffundiert hindurch. Das kann man auf Steudels Präparaten von, mit Eisen und Kongorot gefütterten Tieren ohne weiteres sehen. Hartteile der Nahrung aber können nicht, das Epithel gefährdend, hindurchtreten. Zu einer solchen Funktion ist sie recht wohl imstande, ist sie doch, etwa bei Periplaneta, im frischen Zustande aus dem Mitteldarm herausgezogen, eine feste Hülle, besonders freilich an ihrem analen Ende. Vorn ist sie weich; denn dort muß sie stets neu gebildet werden, da sie ja hinten, je den Kot umhüllend, stückweise mit diesem ausgestoßen wird.

Für diese Auffassung spricht unter anderem auch der Umstand, daß Gryllotalpa [2]), die einen festen Chitintrichter und damit hinlänglichen Schutz für ihren Mitteldarm besitzt, eine peritrophische Membran vermissen läßt, und auch Carabus auratus (z. B.), der feste Nahrung niemals aufnimmt, besitzt keinerlei Membran. Andererseits ist schwer verständlich, was die Membran bei (anderen) Tieren mit flüssiger Nahrung für eine Bedeutung haben könnte, so bei den blutsaugenden Mücken: Wenn Adlerz meint, die Membran habe die Aufgabe, „durch Diffusion das Zustandekommen einer gleichmäßigeren Verteilung der Verdauungsarbeit über den ganzen Darm zu vermitteln", so wird man sich damit kaum für befriedigt erklären wollen. Jedenfalls sollte man davon absehen, die an einzelnen Insektenarten gewonnenen Resultate ohne weiteres auf andere Arten zu übertragen. Ja, es fragt sich, ob z. B. die, von bestimmten Zellen abgesonderte peritrophische Membran der Orthopteren, überhaupt mit den Hüllen, die wir etwa bei Hymenopteren als abgestoßene Zellsäume kennen lernten, morphologisch und physiologisch verglichen werden darf. Ich glaube es nicht![3]) Daß jene ein Schutzorgan ist, dürfte kaum zu bezweifeln sein.

[1]) Schaudinn, Fr., Arb. Kais. Gesundheitsamt Bd. 20, 1904, S. 387. Vgl. auch Prowazek, ibid. S. 440, ähnliches für Musca und Sarcophaga; Voinov, N., Bull. Soc. Sc. Bucarest T. 7, 1898. Seine Meinung, daß die p. M. nichts sei, als die abgehobene Cuticula der Mitteldarmzellen, hat vor ihm Adlerz (wie gezeigt) schon geäußert.

[2]) Cuénot, Arch. Biol. Gand. T. 14, 1896, p. 293.

[3]) Auch Petersen (Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121) vermag bei der Honigbiene die Frage nach der Bedeutung der Membran nicht zu beantworten. Da sie nachweislich Fermente enthält, so glaubt er, sie mit dem Krystallstiel der Muscheln vergleichen zu dürfen. Doch ist das sicher falsch. Die fermenthaltige Gallerte des Krystallstiels vermischt sich mit den gefressenen Partikeln, wodurch eine zweckmäßige Applikation des Ferments auf jene kleinen Nahrungskörper gegeben ist. Nichts von dem trifft bei der Biene zu. Daß die peritr. Membran der Insekten fermenthaltig ist, kann uns nicht wunder nehmen: Wir konnten zeigen, daß Mitteldarmsekrete (und gelöste Nahrung) durch sie hindurchtreten.

Ich mache darauf aufmerksam, daß ich den Namen „peritrophische Membran" nur bei Insekten angewandt habe: sie unterscheidet sich in vielem von der „Kothülle" anderer Wirbelloser.

H. Die Absorption im Mitteldarm.

1. Histologisches über spezifische Absorptionszellen.

Nur bei einigen wenigen Insekten wurde im Mitteldarmepithel, neben den sezernierenden Elementen, eine zweite Zellart gefunden, der man Absorption zuschreiben könnte. Wir erwähnten schon die Angabe von Schiemenz[1]), der andere Zellen auf den Erhebungen, als in den Vertiefungen fand, welche die Epithelfalten (= ringförmige Einschnürungen) im Mitteldarm der **Honigbiene** bilden. Während die Zellen

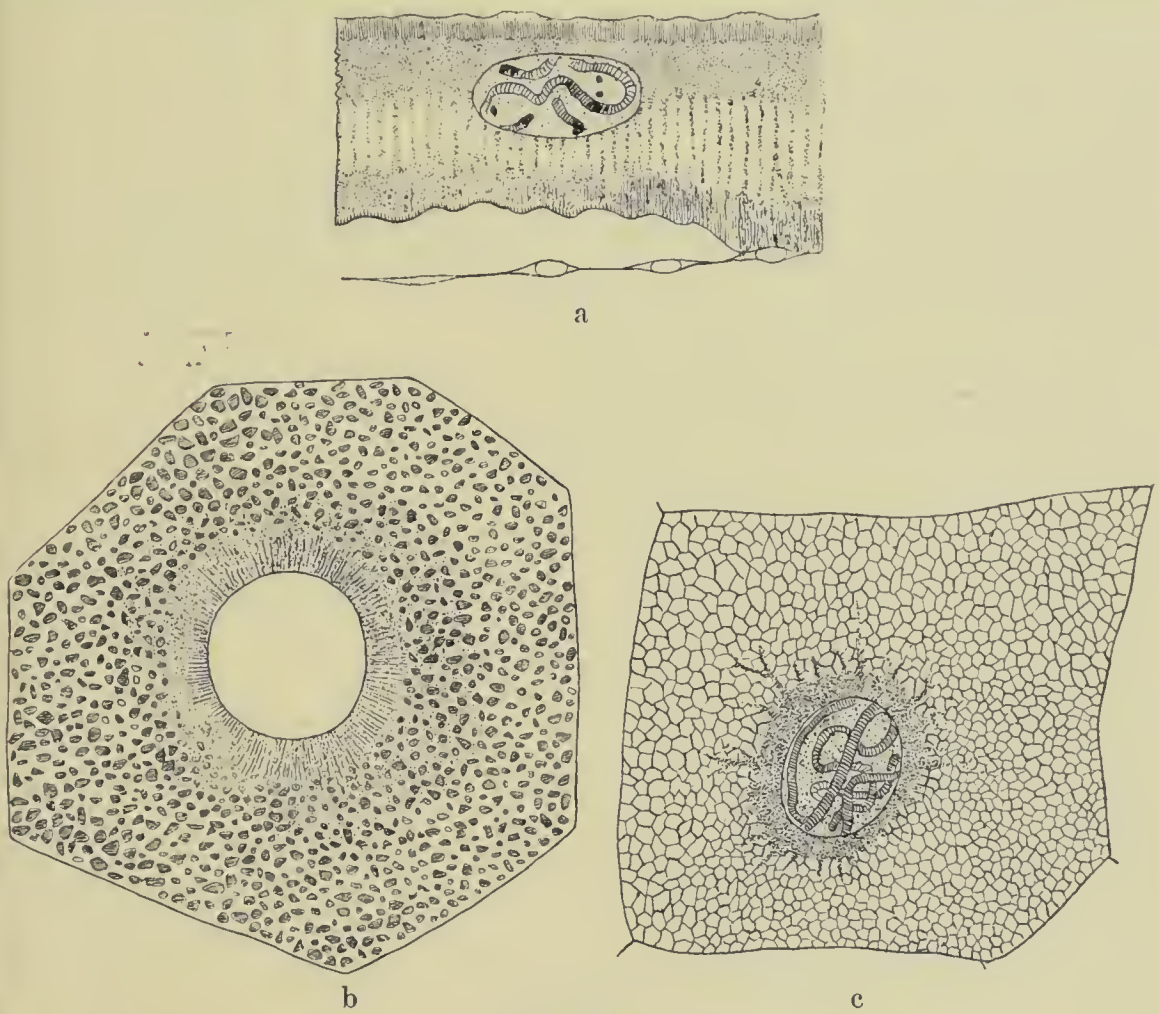


Fig. 274.

Ptychoptera contaminata (Larve). Resorptionszellen des Mitteldarmes, a im Querschnitt, b und c von der Fläche gesehen. b mit, c ohne Eiweißeinschlüsse (nach van Gehuchten aus Biedermann).

der Täler („Basiszellen") hell erscheinen, konnte er in den Zellen der Erhebungen („Randzellen") Fett (nach Petersen Proteinsubstanzen) nachweisen: möglicherweise aber wären diese Randzellen als Absorptionszellen anzusehen (Fig. 251 A, t). Auch Adlerz[2]) und van Gehuchten[3]) müssen wir hier kurz erwähnen: Adlerz beschreibt bei **Camponotus** (Imago) und **Myrmeleon**larven Zellen, die möglicherweise als Absorptionszellen angesprochen werden können. Sie sind zylindrisch, der Kern enthält wenig Chromatinkörner, das Plasma weist

[1]) Schiemenz, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 38, 1883, S. 71.
[2]) Adlerz, Bihang. Svensk. Vet.-Akad. Handl. Bd. 16, Afd. 4, 1890, Nr. 2.
[3]) van Gehuchten, La Cellule T. 6, 1890, p. 184.

zahlreich eingestreute tropfenförmige Vakuolen geringer Größe auf, die man als Nahrungsvakuolen deuten könnte. Allein diese Zellen gehen nach dem Ruhestadium in Sekretionszellen gewöhnlichen Schlages über, und da Versuche fehlen, so müssen wir die Angabe als zweifelhaft betrachten. Mit großer Bestimmtheit beschreibt van Gehuchten gewisse Elemente im Mitteldarm der Larve von **Ptychoptera** contaminata als Absorptionszellen. Diese Gebilde (S. 255 ff.) befinden sich in einem Bezirk, der zwischen der ganz vorn und ganz hinten liegenden, sekretorischen Region eingeschlossen ist: Es ist eine Zone von etwa 1 cm Länge, die an der Einmündungsstelle der 8 Blindschläuche beginnt. Hier finden sich nun enorme Zellen, 127—156 μ breit und 70—80 μ hoch, mit großen Kernen, die bis zu 50, ja 60 μ Durchmesser aufweisen und ein eigenartiges Chromatinband besitzen (Fig. 274). Gleich den Sekretionszellen haben die uns beschäftigenden Gebilde einen Stäbchensaum, der aber viel feiner ist als bei jenen, und die Stäbchen ragen nie frei in das Lumen des Darms, sondern es breitet sich über ihnen eine Membran aus. Zwischen den Stäbchen („Filaments") befindet sich noch eine Substanz, der es zuzuschreiben ist, daß der ganze Zellsaum zuweilen aussieht, als sei er homogen. Übrigens kann auch der Stäbchensaum zuweilen fehlen; dann kommt die genannte Außenmembran unmittelbar auf das Zellplasma zu liegen [1]).

Das Protoplasma zeigt drei Schichten, eine kompakte Schicht unter dem Zellsaum, eine lockere, großmaschige Schicht mit eigenartigen albuminoiden Einschlüssen, endlich eine einschlußfreie streifige Basalschicht.

Jene Einschlüsse, kleine feste, weiße, lichtbrechende Körperchen mannigfacher Form und Größe, die, wie angedeutet, als Eiweiß aufgefaßt werden, hält van Gehuchten für wiederaufgebaute Absorpta. Sie sollen in flüssigem Zustande in die Zelle gelangt sein. Ein Beweis hierfür wird nicht erbracht, allein der Sekretion dienen die Zellen nicht: Nie wurde an ihnen eine Veränderung, die auf Sekretion deutete, oder gar Abstoßung der Zelle beobachtet, weder ganz noch teilweise. Auch fehlen hier die Ersatzzellen.

Bei anderen Insekten wird von den meisten Autoren [2]) angenommen, daß die Zellen, welche den Saft bereiten, zugleich zur Absorption befähigt sind. Jene Eiweißkörperchen, die van Gehuchten in seinen „Absorptionszellen" findet, konnte Biedermann [3]) in den Mitteldarmzellen vom Mehlwurm unterschiedslos nachweisen; auch er faßt sie übrigens als Assimilat auf.

2. Experimenteller Nachweis von Absorption in den Mitteldarmgebilden schlechthin.

a) Fettabsorption. Im Gegensatz zu den wenigen Fällen, bei denen man besondere Absorptionszellen glaubt nachgewiesen zu haben, verfügen

[1]) Vergleichsweise wollen wir hier folgendes andeuten: v. Gehuchtens Sekretionszellen in Mitteldarm und Blindsäcken haben einen Stäbchensaum, der frei ins Darmlumen ragt, dafür aber vom Plasma durch eine Membran geschieden ist, die den Absorptionszellen fehlt. Die Zellen im sog. Proventriculus (dem Mitteldarmteil, in den der Zapfen ragt, wo also möglicherweise die peritrophische Membran gebildet wird), besitzen sowohl oberhalb als unterhalb der Stäbchen eine Membran (v. Gehuchten, S. 263).

[2]) Deegener (Arch. Naturgesch. 1909) glaubt, daß bei den Raupen von Deilephila nur die „Sphärocyten" (neben denen er „Calicocyten" beschreibt), und zwar nur während der Perioden, in denen sie keinen Saft abscheiden, resorbieren.

[3]) Biedermann, Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105.

wir bei Tieren mit anscheinend einheitlichem Epithel, über mancherlei durch Experiment erlangte Kenntnisse über die Absorption in diesem Einheitszelltypus. Biedermann (S. 158) füttert Mehlwürmer, die längere Zeit gehungert haben, mit einem Gemenge von Öl und Stärke. „Man findet dann nach 12—20 Stunden den Darm mit einem öligen Stärkebrei prall gefüllt, aus welchem die Epithelien im oberen und mittleren, niemals aber im unteren Abschnitt überreichlich Fett aufgenommen haben. In den langgestreckten Zellen liegen reihenweise große Fetttropfen."

Umgekehrt findet Weinland [1]) bei Larven von Calliphora das meiste Fett in der letzten Hälfte des Mitteldarms, wo die Zellen — denen des Fettkörpers vergleichbar — mit Fetttropfen vollgestopft erscheinen, während die übrigen Teile, besonders eine etwa unmittelbar vor der Hinterhälfte gelegene Zone, zwar meist auch Fett enthalten, aber hieran sehr arm sein können.

Ganz ähnlich findet Cuénot [2]) bei Periplaneta Fettabsorption nur in den beiden letzten Dritteln des Darmes, zuweilen auch da nur auf einer engbegrenzten Zone; oberhalb dieser Partie läßt sich nur wenig oder kein Fett in den Zellen des Mitteldarms nachweisen, trotz reichlicher Fettfütterung.

Daß auch hier das Fett nicht ohne weiteres, sondern erst nach digestiver Veränderung (Spaltung) von den Zellen aufgenommen wird, geht, abgesehen von anderen Tatsachen, aus dem Umstande hervor, daß bei Verfütterung gefärbten Fettes (Alcanna, Sudan III) das Fett in den Zellen nie gefärbt erscheint [3]). Füttert man Mehlwürmer, die längere Zeit gefastet haben, mit einem Gemisch von Mehl und freier Fettsäure (Stearin- oder Palmitinsäure), so läßt sich in den oberen Mitteldarmteilen gleichfalls Fett nachweisen. Es scheint also, als seien die betreffenden Zellen zum Aufbau von Neutralfett befähigt (Biedermann S. 160). Das Fett erscheint bei der Absorption zuerst im distalen Zellende und steigt hinab zur Zellbasis, wo es — frühestens nach einer Woche — völlig verschwindet. Daß wir es bei alledem wirklich mit absorbiertem, nicht aber mit (etwa aus Kohlehydraten) gebildetem Fett zu tun haben, ergibt sich daraus, daß bei reiner Mehlfütterung das Fett in den Zellen zuweilen vermißt wird (Cuénot).

b) Absorption wasserlöslicher Stoffe. Einige wenige Forscher haben Insekten mit wasserlöslichen Farbstoffen oder mit Eisenlösungen gefüttert, um zu sehen, wo diese Substanzen vom Darme aufgenommen werden. Am einfachsten liegen naturgemäß die Dinge bei Insekten mit einfachem Darm, ohne Blindschläuche. So hielt Vángel [4]) Hydrophilus piceus einige Zeit in gefärbtem Wasser und fand dann (nur) den Mitteldarm tingiert. Auch für Schmetterlingsraupen scheint, wie zu erwarten, die absorptive Funktion des geraden Mitteldarms fest-

[1]) Weinland, Zeitschr. Biol. Bd. 51, 1908, S. 197.

[2]) Cuénot, Arch. Biol. Gand. T. 14, 1896, p. 293.

[3]) Nach C. Sitowski, Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie Cl. Sc. math. nat. Sér. B. Ann. 1910, p. 775, gelingt es recht wohl bei Mehlwürmern, nach geeigneter Verfütterung, Sudan oder Scharlach in den Darmepithelzellen (und im Fettkörper) nachzuweisen (Beimengung der Farbstoffe in Pulverform zu Mehl oder zu Stücken von Fettgewebe). Sitowski hebt hervor, daß diese Aufnahme von Farbstoffen, eventuell unabhängig von der Verdauung derjeniger Stoffe, mit denen sie gereicht wurden, keine Auskunft über die Art, etwa der Fettabsorption, erteilt.

[4]) Vángel, Nat. Hefte Pest Bd. 10, 1886, S. 190.

zustehen: Gräfin v. Linden[1]) fand bei Vanessaraupen „das ganze Mitteldarmepithel und ebenso das Epithel des Enddarms von grünen Farbstofftröpfchen dicht erfüllt“ (S. 20). „Das Spektrum der in das Darmepithel aufgenommenen grünen Flüssigkeit erinnert am meisten an die Absorption des Chlorophyllans eines Zersetzungsproduktes des Rohchlorophylls“. Nach alledem ist es wahrscheinlich, daß dieses Chlorophyllderivat, aus den gefressenen Blättern stammend, auf dem Wege der Absorption in die Zellen gelangt ist.

Bei Formen mit Blinddärmen kompliziert sich die Frage. Ältere Autoren lehnten jedwede absorptive Funktion der Mitteldarmcöka ab. So Plateau[2]), der ihnen (z. B. bei Locustiden und Acridiern) die Rolle von Drüsen zuerteilt, in die niemals Nahrung eindringt. Doch fehlt es auch nicht an Stimmen, die für Absorption, wenigstens in den kleinen Blindschläuchen eintreten. Für solche (Carabiden, Dytisciden) hatte Sirodot[3]) den unmittelbaren Zusammenhang mit dem Mitteldarm durch Injektion nachgewiesen, eine Tatsache, die den Autor freilich nicht von der resorptiven Funktion dieser Gebilde zu überzeugen vermochte. Daß der Weg von Mitteldarm zu Blindschlauch jedoch nicht nur für künstlich Injiziertes offen steht, davon kann man sich bei der durchsichtigen Larve von Sciara (Dipter) nach Packard[4]) überzeugen. Die Larve hat zwei lange Cöka; man kann nun die teilweise verdaute Nahrung vom Vorderende des Mitteldarms nach hinten und wieder nach vorn oszillieren sehen, eine Bewegung, die sich auf den Eingang der beiden Schläuche fortsetzt, so daß hier, gleichfalls oszillierend, die Nahrung bald eindringt, bald wieder austritt. Am nachdrücklichsten behauptet Cuénot[5]) die Absorption in den Blindschläuchen und zugleich auch im Mitteldarm, so gut wie für Fett, auch für wasserlösliche Substanzen (Küchenschabe). Er tritt Metalnikoff[6]) entgegen, der auf Grund von Eisenfütterung behauptet hatte, nur der Enddarm sei imstande zu absorbieren, nie fände sich Eisen im Mitteldarm. Cuénot hingegen meint, Metalnikoffs Exemplare von Periplaneta orientalis hätten das Eisen gar nicht gefressen. Im Enddarm fände Eisen sich auch normalerweise (was Metalnikoff schon wußte). Cuénot verfütterte Farblösungen und Eisenlaktat. Nach 1 bis 2 Tagen fand er diese Substanzen im Mitteldarm und besonders in den Blindschläuchen. Von einer besonderen Lokalisation[7]), wie nach Fettverfütterung, fand ich bei Cuénot nichts vermerkt; auch keine Angaben über die Aufnahme der Farbstoffe in Zellen, den eigentlichen Beweis der Absorption.

---

[1]) v. Linden, Arch. ges. Physiol. Bd. 98, 1903, S. 1. Auch Sitowski (l. c. S. 783) beobachtet, daß Farbstoffe bei Tineola biselliella im Mitteldarm resorbiert werden. Zuckerresorption im Mitteldarm der Honigbiene stellt Petersen (Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121) fest (S. 145).

[2]) Plateau, Mém. Acad. Belgique T. 41, 1875, Mém. 2.

[3]) Sirodot, Ann. Sc. nat. Zool. (4) T. 10, 1858, p. 141.

[4]) Packard, Textbook of Entomology, New York, Mac Millan Co. 1903. Daß auch bei Gryllotalpa die, den Mitteldarm größtenteils darstellenden Cöka resorbieren, läßt sich aus dem beschriebenen Bau der Verdauungsorgane dieser Gattung erschließen.

[5]) Cuénot, L., Arch. Biol. Gand. T. 14, 1896, p. 293, Absorption p. 304 ff. (Arch. Zool. expér. (3) T. 6, p. LXV.)

[6]) Metalnikoff, Bull. Acad. impér. Sc. St. Pétersbourg (5) T. 4, p. 495 (Periplaneta orientalis).

[7]) Solche Lokalisation, in Form transversaler Bänder hatte Voinov mit Methylenblau bei Äschnalarven nachgewiesen (Bull. Soc. Sc. Bucarest T. 7, 1898, p. 49).

3. Verfüttertes Eisen (und andere Stoffe) in den Zellen der Mitteldarmgebilde.

Steudel[1]) hat die, von den bisher erwähnten Forschern teilweise offen gelassenen Fragen durch Verfütterung von Eisenpräparaten und Kongorot (durch Salzsäure als blauer Farbstoff fixierbar) definitiv zu lösen gesucht. Er stellte fest, daß (was bislang kaum mehr als eine Hypothese[2]) war) tatsächlich die nämlichen Zellen absorbieren und sezernieren (Periplaneta hauptsächlich Cöka, siehe auch Enddarm, Carabus auratus Mitteldarm). Allein, während diese Zellen

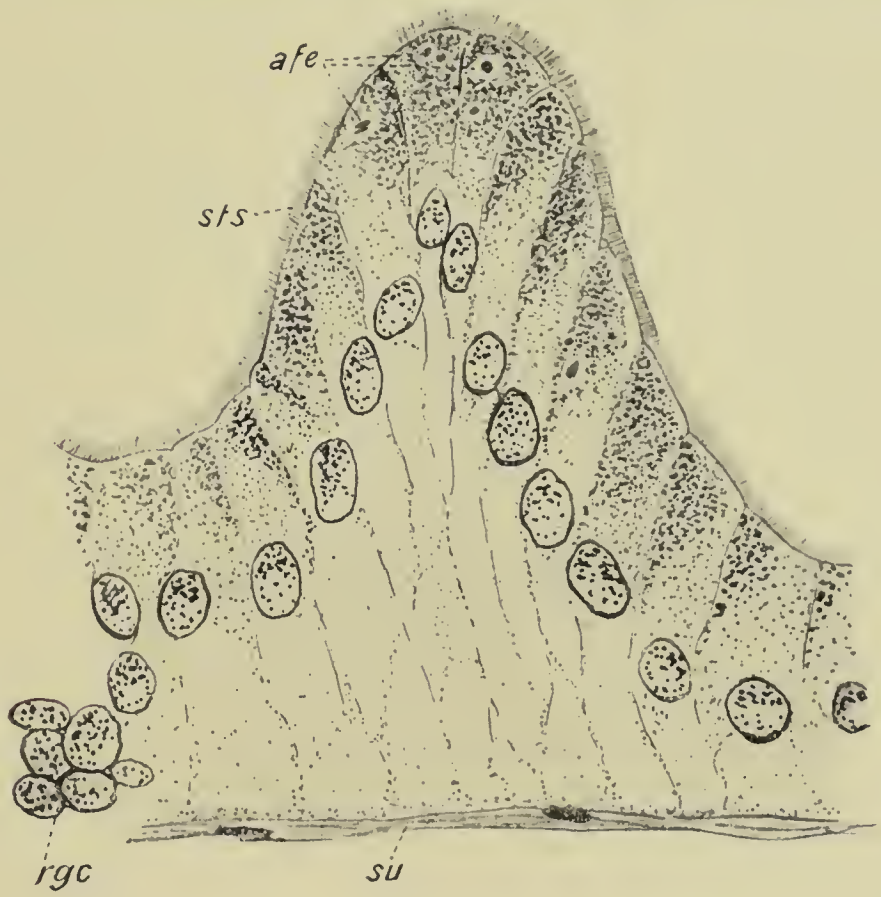


Fig. 275.

Periplaneta orientalis. Eisenabsorption im Epithel eines Blinddarmes. afe absorbiertes Eisen in Vakuolen (im Original blau — Berlinerblau-Reaktion, auch die übrigen in Vakuolen eingeschlossenen schwarzen — im Original blauen — Körner, sind Eisen), sts Stäbchensaum, rgc Regenerationszentrum, su bindegewebig-muskuläre Hülle des Cökum (nach einem Original Steudels).

Eisen, das in die Leibeshöhle injiziert wurde, nur dann aus dem Blute an sich rissen, wenn sie (im Hunger) sich ausgesprochen im „Sekretionszustande" (Adlerz) befanden, absorbierten sie Eisen aus dem Lumen des Darmes oder der Cöka nur in Adlerz' Ruhezustand. (Fig. 275). Zumal das kompakte, stark färbbare Plasma an der Zellfront erwies sich reich an Eisen. Auch bei vielen anderen Insekten konnte auf diese

[1]) Nach einer im zoologischen Institut Tübingen unter meiner Leitung ausgeführten Untersuchung (erscheint Zool. Jahrb., Abt. Physiol.). Siehe Jordan und Steudel, Verh. deutsch. zool. Ges. 1911, S. 272.

[2]) Schimmer (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 93. 1909, S. 409) behauptet zwar diese Doppelfunktion, einen Beweis für diese Behauptung konnte ich jedoch nicht finden. Die besten Belege für die Meinung hatte Cuénot gegeben.

Weise Absorption in den „ruhenden" Zellen des Mitteldarms demonstriert werden (Myrmeleonlarve, Bombus, Vespa). An Stelle des Namens „Ruhestadium" wird in Zukunft „Absorptionsstadium" zu treten haben. Wir erinnern daran, daß dieses sich, abgesehen von jenem kompakten, stark färbbaren Plasma, durch ovale chromatinreiche Kerne und einen zusammenhängenden Zellsaum auszeichnet.

Zugleich mit diesem Nachweis, dem man prinzipielle Bedeutung nicht wird aberkennen wollen, gelang es Steudel auch, die absorptive Tätigkeit der Blinddärme bei Periplaneta und Carabus auratus in sehr schöner Weise zu demonstrieren (siehe oben Cuénot). Bei Carabus bezieht der Nachweis sich mit Sicherheit nur auf die Cöka, die etwa die vordere Hälfte des Mitteldarms besetzen, und die wesentlich länger sind als die Cöka der hinteren Hälfte.

Im Mitteldarm von Periplaneta konnte Absorption nicht nachgewiesen werden; weder mit Eisen noch mit verfüttertem Fibrin, das mit Karmin gefärbt worden war. Mit Kongorot waren die Resultate zweifelhaft. Wurde der herauspräparierte Mitteldarm mit Eisen, Traubenzucker oder Wittepeptonlösung gefüllt, so ließen sich diese Stoffe in der Ringerschen Lösung, welche den Darm bei diesen Versuchen von außen umspülte, nach längerer Zeit nicht nachweisen.

Füttert man Hungertiere, deren Mitteldarm nach 14 Tagen bis 3 Wochen fettfrei ist, mit Fett, so läßt sich dieses (in Übereinstimmung mit Cuénots Angaben) in den Mitteldarmzellen nachweisen, während Cöka und Enddarm stets fettfrei erscheinen: Es wäre an eine Differenzierung der absorbierenden Darmteile zu denken.

Bei manchen Formen gelang Steudel der Nachweis von Eisen in keinem Teil des Mitteldarms (z. B. Maikäfer) Die Ursache hiervon wäre noch festzustellen.

J. Der Enddarm.

1. Übergang von Mitteldarm zu Enddarm.

Wir betrachten im allgemeinen denjenigen Teil als Enddarm, der nach hinten zu auf die Einmündungsstelle der Exkretionsschläuche (Malpighischen Gefäße) folgt. Dieser Enddarm ist auch daran zu erkennen, daß er, im Gegensatz zum Mitteldarm und gleich dem Vorderdarm, eine Chitinintima besitzt [1]). Ferner findet sich in vielen Fällen am Übergang von Mittel- zu Enddarm eine vorspringende Ringfalte, die man als wirksamen Verschluß des Mitteldarms auffassen kann, berufen das Verweilen der Nahrung in diesem so lange als nötig zu gewährleisten [2]). Die Falte kann mit Dornen versehen sein [3]). Zu diesem Übergangsmerkmal

[1]) In einzelnen Fällen ist die Stelle, an welcher der Enddarm beginnt, nicht mit Sicherheit festzustellen: Die Malpighischen Gefäße münden zuweilen offenkundig in das Ende des Mitteldarms und es mag auch vorkommen, daß der Zellsaum des Mitteldarms nicht ohne weiteres von der kutikulären Intima des Enddarms unterschieden werden kann (vgl. Packard).

[2]) Solche Ringfalten werden bei einer ganzen Reihe von Insekten beschrieben: z. B. bei Locusta (Minot), Eremobia muricata (Faussek, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 45, 1887, S. 694), Culex (Schaudinn), Bienen (Schiemenz), Lamellicornierlarven (Mingazzini) u. a. m. Bei Äschnalarven u. a. werden dagegen nur einige Epithelfalten beschrieben (Faussek). Vgl. auch Berlese, Gli Insetti. Milano 1909, Vol. 1 p. 747.

[3]) z. B. Locusta (Minot), Lamellicornierlarven (Mingazzini, Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 9, 1889, S. 1, Mehlwurm (Frenzel, Biedermann) etc.

kommt noch die Verdoppelung der Ringmuskelschicht, die sich auf den ganzen „Dünndarm" (erster Abschnitt des Enddarms) erstreckt. Besonders die äußere dieser beiden Schichten, diejenige die an der Übergangsstelle von Mittel- zu Enddarm hinzu kommt, ist stark entwickelt. Nach van Gehuchten[1]) ist bei der Larve von Ptychoptera contaminata der Mitteldarmverschluß mehr der starken Entwickelung der Muskelschicht, als der Ringfalte zuzuschreiben, denn diese wird hier nur durch eine unbedeutende Epithelverdickung angedeutet.

2. Dünndarm und Dickdarm.

Der eigentliche Enddarm zerfällt in der Regel in drei Teile, die man Dünndarm (Ileum), Dickdarm (Kolon) und Mastdarm (Rektum) benannt hat. Zuweilen bilden Kolon und Rektum auch nur einen einzigen Darmteil. Die gegenseitigen Größen- und Dickenverhältnisse dieser drei Darmteile weisen große Mannigfaltigkeit auf; es verbietet sich daher eine allgemeine Darstellung: meist ist das Ileum lang und dünn, der Rest dicker aber kürzer als jenes [2]).

Was den Bau betrifft, so ähnelt der Dünndarm dem Kropf, er weist longitudinale Falten und Haarbildungen [3]) der Cuticula auf (Periplaneta, Miall und Denny). Im übrigen wollen wir vom Bau (speziell der Zellen) nur soweit sprechen, als sich aus ihm möglicherweise etwas über die Funktion erschließen läßt, und wir wollen es dann tun, wenn uns diese Funktion beschäftigt.

Auch der Übergang von Ileum zu Kolon scheint zuweilen mit einer Verschlußmechanik versehen, so bei Periplaneta orientalis, wo eine starke Ringfalte den Charakter einer Klappe (circular valve, Miall und Denny, The Cockroach, p. 124) annimmt. In vielen Fällen fehlt solch ein Sphinkter (so bei der Larve von Ptychoptera contaminata — van Gehuchten, Culex — Schaudinn) [4]). Trotzdem aber ist der Dickdarm auch bei diesen Formen recht deutlich vom Dünndarm zu unterscheiden.

Im Kolon finden wir alle diejenigen Elemente vermindert, die auf eine ausgiebige Bewegung deuten (verglichen mit dem Dünndarm). Die Ringmuskelschicht ist wieder einfach und weniger stark entwickelt als im Dünndarm; ebenso ist die Cuticula weniger dick [5]). Überblickt man die Form des Dickdarms bei den einzelnen Gruppen, insbesondere da, wo er seinen Namen verdient, d. h. wo er mächtig entwickelt ist und ein großes Lumen aufweist, so muß die Mannigfaltigkeit seiner Gestalt auffallen. Bei vielen Arten (z. B. Periplaneta, Bienen) ist er ja nichts weiter, als eine Erweiterung des Darmschlauchs (z. B. bei Periplaneta etwas weiter als der Mitteldarm). Bei anderen kann er

[1]) van Gehuchten, La Cellule T. 6, 1890, p. 184.

[2]) Bei Culex aber z. B. ist gerade das Kolon der längste und dünnste Teil des Enddarms (Schaudinn).

[3]) Bei Grylliden sind diese Ileumhaare verzweigt und haben etwa die Form eines Pinsels oder einer Flaumfeder. Sie stehen zusammen auf Zotten, die durch sie den Anblick einer Flaschenbürste erhalten (Berlese, Gli Insetti, Milano 1909, Vol. I, p. 747. — Riv. Pat. veget. Ann. 5, 1896, p. 141.)

[4]) Nach Faussek (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 45, 1887, S. 694) schiebt sich bei Eremobia muricata (Heuschrecke) zwischen Dünn- und Mastdarm nur ein kurzes Stück ein, das einen kräftigen Sphinkter enthält, berufen, jene beiden Enddarmabschnitte voneinander zu trennen. Der Äschnalarve hingegen fehlt dieser Sphinkter.

[5]) Culex (Schaudinn), Lamellicornierlarven (Mingazzini), Larve von Ptychoptera contaminata (van Gehuchten).

sackartig (birnförmig) erweitert (z. B. Larve von Oryctes nasicornis), ja zu einem Blindsack umgewandelt erscheinen (Cetonia aurata, Lepidoptera, wie Pontia (Pieris) brassicae, Sphinx ligustri, ferner Dytiscus, Silpha, Necrophorus, Nepiden. Fig. 276. — Z. T. nach Packard). Nach Miall und Denny soll zuweilen auch der Dickdarm von Periplaneta ein Cökum aufweisen. Während nach Packard der Intima des Dickdarms

Fig. 276.
A Cetonia aurata, Darmkanal der Larve (nach Ramdohr). B Oryctes nasicornis, Larvendarm (nach Mingazzini). d Diekdarm, a Mitteldarmdivertikel (aus Biedermann).

Haarbildungen, wie Dornen oft fehlen sollen (Minot), finden sich bei Lamellicornierlarven ganz eigentümliche haarartige Produkte der Chitinintima; und zwar speziell im Mittelteil des Kolon (vorn nur wenige Haarbüschel, hinten Dornen und zuletzt glatte Wand). Es sind verzweigte Chitingebilde, vergleichbar Bäumen ohne Blätter (Larven von Oryctes, Phyllognathus)[1]). Zwischen den Bäumen ist die Chitinintima von zahlreichen

[1]) Mingazzini, P., Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 9, 1889, S. 1. Vgl. auch Simroth, H., Giebels Zeitschr. ges. Naturw. Bd. 51, 1878, S. 826 (nach Biedermann). Siehe auch die Zotten mit Pinselhaaren im Ileum bei Grylliden, S. 619, Fußnote 3.

Poren durchsetzt. All dies soll bei einer, sogleich zu besprechenden, resorbierenden Funktion eine Rolle spielen; im Zusammenhang mit dieser Funktion wird uns auch der Zellbau beschäftigen.

3. Die Funktionen von Dünndarm und Dickdarm.

a) Der Enddarm steht bei einigen Insektenlarven mit dem Mitteldarm nicht in Verbindung.

Wir wollen zunächst darauf hinzuweisen, daß bei manchen Insektenlarven (Ameisen, Wespen, Bienen, Myrmeleon) der Mitteldarm mit dem Enddarm gar nicht in Verbindung tritt, eine digestive Bedeutung der Enddarmanlage hier also ausgeschlossen ist. Die geringen Kotmengen, die sich bei der eigenartigen Ernährung dieser Larven bilden, bleiben im Mitteldarm, bis, nach Abschluß des Larvenlebens, die Verbindung zwischen Mittel- und Enddarm sich herstellt[1]).

b) Der normal funktionierende Enddarm. α) Geschichtliches. Über die Bedeutung von Ileum und Kolon liegen zahlreiche Vermutungen und sehr wenig positive Angaben vor. Ältere Autoren, die im ganzen ja mehr die Verhältnisse bei wirbellosen Tieren mit denen bei Wirbeltieren, nicht aber mit denen bei anderen Evertebraten verglichen, scheinen eine digestive Funktion, hauptsächlich Absorption, von seiten des Insektenenddarms für selbstverständlich gehalten zu haben. Mag ein Teil der Resorption im Mitteldarm stattfinden, sagt Plateau[2]), ein großer Teil dieser Leistung ist Aufgabe des Enddarms[3]). Die Zellen des Dünndarms sind groß, „kuboid" und mit großem Kern versehen. Plateau meint aus ihrer Form auch auf sekretive Funktion schließen zu können und denkt dabei an einen verdauenden Saft, vielleicht jenen, der sich im Enddarm befindet, wenn nur der Mitteldarm nahrungserfüllt ist: einen viskösen, farblos bis bräunlichen, neutral bis alkalischen Saft (Dytiscus, Carabus). Im Dickdarm hingegen sind Sekretzellen nicht nachzuweisen. Noch ausgesprochener „drüsig" ist der Enddarm von Necrophorus. Andererseits vermißt Plateau[4]) bei Periplaneta americana im Enddarm jede verdauende Wirkung, an Absorption daselbst glaubt er aber. Frenzel[5]) erkannte die Schwierigkeit, die sich der Annahme einer Absorption im Enddarm entgegenstellt: die Chitinintima, die bei den meisten Insekten (bei ihm handelt es sich um den Mehlwurm) keinerlei Poren aufweist. Er bemüht sich vergebens Absorption experimentell nachzuweisen, glaubt aber doch diese Funktion hier als bestehend annehmen zu müssen: Größe und Gliederung des Enddarms, Größe der Epithelzellen, vor allem aber

[1]) Für Bienen siehe Zander E. Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen. III. Der Bau der Biene. Stuttgart, Ulmer 1911, S. 82, Metzer Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 96, 1910. Die Verbindung zwischen Mittel- und Enddarm stellt sich bei Bienen am 5. oder 6. Tage ihres Lebens her (am 6. Tage erfolgt bei Arbeiterinnenlarven die Eindeckelung). Straus beobachtet zu dieser Zeit erstmalige Kotabgabe durch den After (Zeitschr. Biol. Bd. 56, 1911, S. 347, spez. S. 361). Nach Zander zerreißt die Trennungshaut zwischen Mittel- und Enddarm durch den Druck, den die gestaute Kotmasse, unter Einwirkung der Mitteldarmmuskulatur auf sie ausübt.

[2]) Plateau, Mém. Acad. Belgique T. 41, 1875, Mém. 2.

[3]) Als Argument für Enddarmabsorption ist nach Plateau auch noch folgender Befund anzuführen: Bei Hydrophiliden läßt sich Zucker wohl im vorderen, nicht aber im hinteren Abschnitt des Enddarms nachweisen.

[4]) Plateau, Bull. Acad. Belgique (2) T. 41, 1876, p. 1206.

[5]) Frenzel, Berlin. entom. Zeitschr. Bd. 26, 1882, S. 267.

folgender Umstand sind seine Argumente [1]): „Der Inhalt des vorderen Enddarms ist meist dünnflüssiger als der entleerte Kot“ (auch andere Insekten, wie Maikäfer etc.). Die weitere Verdauung aber wird dem, mit der Nahrung eingetretenen Mitteldarmsaft zugeschrieben. Überhaupt schwinden in der neueren Literatur die Angaben über Enddarmsekretion, während diejenigen über Absorption in diesem Darmabschnitt sich mehren. Und zwar gilt dies nicht sosehr für den Dünndarm, als für den Dickdarm.

β) Dem Dünndarm wird in Anbetracht seiner stärkeren Muskulatur und Intima (natürlich nur bei Formen, für die dieses Übergewicht zutreffend ist) hauptsächlich eine motorische Leistung zugeschrieben: die Bewegung des Chymus zu gewährleisten. Ja Mingazzini (Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. 9, 1889, S. 1) hält den Dünndarm bei Lamellicornierlarven (Oryctes, Phyllognatus, Tropinota), der gleich dem voraufgehenden Mittel-Enddarmsphinkter, mit Dornen besetzt ist, für einen Mahlapparat, in dem durch Mitteldarmsaft, unter mechanischer Wirkung der Dornen, die Verdauung (Lösung) fortgesetzt wird. Schaudinn [2]) sah im Dünndarm von Culex lebhafte Peristaltik.

γ) Der Dickdarm aber soll absorbieren. van Gehuchten [3]) fand bei der Larve von Ptychoptera contaminata, im Dickdarm die nämlichen Zellen, die er im Mitteldarm als Absorptionszellen beschrieb. Die Kerne enthalten ein ähnliches Chromatinband, wie wir es dort kennen lernten. Auch bezüglich des Zellsaums und anderer Eigentümlichkeiten stimmen sie mit den Absorptionszellen des Mitteldarms überein. Sekretionszellen und die bekannten sekretiven Vorgänge finden sich nicht. (Im Gegensatz hierzu sind die Dünndarmzellen klein und mit Mitteldarmzellen in keiner Weise vergleichbar). — Ganz besonders aber werden die baumförmig verästelten Haare im sackartig erweiterten Dickdarm der Lamellicornier, als im Dienste der Absorption stehend angesehen. Sie sollen die Nahrung festhalten und dadurch deren Übertritt durch die Poren der Cuticula erleichtern (Mingazzini) [4]). Ferner hatte Metalnikoff [5]) angegeben, verfüttertes Eisen sei bei Periplaneta orientalis durch Poren der Chitinintima in die Zellen des Enddarms eingedrungen, während der Mitteldarm jene Substanz nicht annehme. Aber Cuénot [6]) trat

[1]) Vgl. auch Faussek (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 45, 1887, S. 694), dem vor allem der starke Sphinkter zwischen erstem und letztem Enddarmteil bei Eremobia, ferner auch der Zellhabitus (auch Äschnalarve) für digestive Bedeutung des Enddarms zu zeugen scheint.

[2]) Schaudinn, Arb. Kais. Gesundheitsamt Bd. 20, 1904, S. 410.

[3]) La Cellule T. 6.

[4]) Auch Berlese erteilt den von ihm, bei Grylliden im Ileum beschriebenen pinselhaarbesetzten Zotten die Aufgabe, die Nahrung zur besseren Ausnützung festzuhalten.

[5]) Metalnikoff, Bull. Acad. impér. Sc. St. Pétersbourg (5) T. 4, 1896, p. 495.

[6]) Cuénot, Arch. Zool. expér. (3) T. 6, 1898, p. LXV (Arch. Biol. Gand. T. 14, 1896, p. 293).

Vgl. auch Vángel (Hydrophilus), Nat. Hefte Pest Bd. 10, 1886, S. 190 und Voinov (Äschnalarven), Bull. Soc. Sc. Bucarest T. 7, 1898, p. 49), die beide verfüttertes Methylenblau nur im Mitteldarm finden. Neuerdings behauptet andererseits auch Gorka (Allg. Zeitschr. Entom. Bd. 6, 1901, S. 339, Coleoptera), daß im Enddarm Absorption stattfindet; nicht bei Geotrupes, Copris oder Melolontha und Lethrus. Hingegen soll bei Callidium, Clytus, Oryctes, Necrophorus u. a. m. jeweils der obere Teil des Enddarms der (Verdauung und) Resorption dienen. Experimentelle Belege werden allerdings für diese Behauptungen nicht gegeben. (Briefliche Anfrage blieb unbeantwortet.) Auch sei darauf hingewiesen, daß M. v. Linden (Arch. ges. Physiol., Bd. 98, 1903, S. 1) bei Raupen von Vanessa urticae auch in den Epithelzellen des Enddarms jene grünen Farbstofftröpfchen fand, die vom gefressenen Chlorophyll abzuleiten sind und möglicherweise durch Absorption in die Zellen gelangten.

ihm entgegen, wies darauf hin, daß der Enddarm zuweilen normalerweise etwas Eisen enthält, und fand verfütterte Substanzen, wie Eisenlaktat, Farbstoffe (in Lösung), und Fett stets nur in den Mitteldarmgebilden.

Die Enddarmabsorption (Dickdarm) bei der Küchenschabe hat Steudel[1]) einwandfrei bewiesen. Gleich Metalnikoff fand er, daß nach Eisenfütterung die Mengen des absorbierten Eisens ungemein viel größer sind, als diejenigen des hier und da vorkommenden Eisens, dessen Vorhandensein im Enddarm nicht auf absichtliche Eisenfütterung zurückzuführen ist[2]). Nach (zweckmäßiger) Verfütterung fand sich Eisen in allen Fällen, nicht nur gelegentlich. In einem Falle war das Blut durch die Fütterung eisenhaltig geworden. Es ließ sich das Metall aber nur in den Zellen des Dickdarms nachweisen. Wir müssen also annehmen, daß nur sie das Eisen absorbiert, und teilweise dem Blut übergeben hatten. Übrigens erwies sich der ausgeschnittene Dickdarm, im Gegensatz zum Mitteldarm, als für Eisenlösungen durchlässig (Nachweis von Eisen in der, den Dickdarm badenden Ringerschen Lösung).

Bei anderen Insekten konnte Absorption im Enddarm nicht festgestellt werden (Hummel, Biene, Wespe, die nur im Mitteldarm absorbieren). Beim Maikäfer fand sich viel Eisen in der mächtigen, radiär gestreiften Cuticula der Dickdarmzellen, aber in den Zellen selbst war es nicht zu sehen.

δ) Sekretion konnte Steudel im Enddarm der Küchenschabe nachweisen: Die Zellen zeigen auch hier zuweilen einen Habitus, der nur als Sekretionsstadium gedeutet werden kann (reichere Vakuolisierung des Plasma). In diesem Zustande enthielten sie Eisen, wenn das Eisenpräparat zuvor in die Leibeshöhle gespritzt worden war.

Da es bei diesen Zellen jedoch nicht auszuschließen ist, daß das Eisen sich schon vorher in den Zellen befunden habe — wie wir sahen — so mußte die sekretive Funktion noch anderweitig bewiesen werden. Spritzt man Kongorot den Küchenschaben in die Leibeshöhle, so tritt dieser Stoff in die Zellen des Dickdarms, ein Beweis, daß wir es mit sezernierenden Elementen zu tun haben, die, genau wie die Zellen der Mitteldarmgebilde in einem besonderen Lebensstadium absorbieren.

Dünndarm und Rektum dürften sich an keiner der beiden Funktionen beteiligen.

4. Die Dickdarmcöka.

Wir hörten, daß bei vielen Insekten der Dickdarm Blindsäcke bildet. Bei gewissen Lamellicornierlarven (Cetonia aurata) dürfte solch ein Cökum sich nicht funktionell von dem einfach sackartigen Dickdarm etwa einer Orycteslarve unterscheiden, für die Mingazzini, wie wir hörten, Resorption wahrscheinlich machte. Ohne weiteres dürfen wir das aber nicht generalisieren. Bei Dytiscus glaubte Dufour den Blindsack des Dickdarms als Schwimmblase ansehen zu dürfen, da er gaserfüllt

[1]) Steudels Arbeit erscheint demnächst Zool. Jahrb., Abt. Physiol.

[2]) Wahrscheinlich eine Verunreinigung des Futters mit den, für andere Tiere verwandten staubfeinen Eisenpräparaten. Mehrere Argumente sprachen dafür, daß auch das „normale Eisen" Cuénots aus dem Darmlumen absorbiert wurde.

sei; bis dann Plateau[1]) nachwies, daß kein Gas[2]), sondern meist eine Flüssigkeit den Inhalt des Cökums bilde. Die Flüssigkeit riecht nach Schwefelwasserstoff und enthält häufig Konkremente, die ihrer Zusammensetzung nach, aus den Malpighischen Gefäßen stammen dürften („calcules urinaires" = Harnsteine).

5. Das Rektum (Defäkation).

Bei Insekten, bei denen ein besonderer Mündungsteil des Enddarms sich als Rektum vom Dickdarm abgrenzen läßt, findet sich an diesem Übergang zuweilen eine sphinkterartige Einschnürung (Periplaneta Miall und Denny), die aber auch fehlen kann (Larve von Ptychoptera contaminata, van Gehuchten). Im Enddarm sind Cuticula und Muskeln stets stark entwickelt, auch wenn beide Elemente im Dickdarm nur mäßig ausgebildet waren. Die motorische Funktion scheint im Enddarm wieder völlig vorzuherrschen. Dies gilt recht allgemein, jedenfalls aber für alle Formen, die uns beschäftigen. In fast[3]) allen Fällen ist das Rektum dünner als das Kolon (z. B. Fig. 276).

Die „Rektaldrüsen". Charakteristisch für den Enddarm sind eigenartige Längsfalten, denen man den Namen „Rektaldrüsen" gegeben hat. Die Falten sind mit hohem Zylinderepithel (modifiziertem Rektumepithel) besetzt. Über die Funktion dieser Falten, die neben jenem auffallend hohen Epithel, vor allem durch Tracheenreichtum ausgezeichnet sind, wurden mancherlei Vermutungen geäußert. Chun[4]) faßte sie — dem Namen entsprechend — als Drüsen auf, und meint auf eine rege Sekretion schließen zu können, gibt aber auch die Möglichkeit anderer Erklärungen zu: größere Ausdehnungsfähigkeit des Rektum.

Andere Autoren denken an Verschlußklappen, Atmungsorgane[5]) etc. Nach eigenen (nicht publizierten) Beobachtungen an Seidenraupen, spielen die Wülste sicherlich eine Rolle beim Ausstoßen des Kotes: Sie bauschen sich nämlich blasenförmig aus dem After vor und drücken Kotstückchen um Kotstückchen heraus. Es hat den Anschein, als handle es sich wirklich um flüssigkeitserfüllte Blasen. Sie dürften wohl in der Tat durch Flüssigkeitsdruck vorgestoßen werden. Welche Muskeln hierbei in Tätigkeit treten, das vermag ich nicht anzugeben: ebensowenig ob dieses Kotausstoßen die einzige Funktion der „Rektaldrüsen" (bei den Raupen) ist. Daß bei der Defäkation der „After" nach außen gestülpt wird, scheint eine allgemeine Erscheinung zu sein: Packard sagt, daß der After mehr oder weniger ausstülpbar ist. Welche Rolle hierbei jene sechs Längswülste spielen, sagt er nicht. Wirkliche Drüsen des Rektum kommen bei einigen Insekten vor. Sie haben aber mit der Ernährung nichts zu schaffen. Sie enthalten z. B. bei Carabus viel Buttersäure, deren intensiver Geruch für die Käfer (C. auratus etc.) charakteristisch ist[6]). Die Bedeutung der Drüsen ist völlig unbekannt (s. Fig. 237 ad, ab).

---

[1]) Plateau, Mém. Acad. Belgique T. 41, 1875, Mém. 2.

[2]) Auch nicht bei Nepa und Ranatra.

[3]) Ausnahme Culex (Schaudinn).

[4]) Chun, Abh. Senkenberg. nat. Ges. Bd. 10, 1876, S. 27. Neuerdings gibt H. Petersen (Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121) eine, wie mir scheint gute Beschreibung der Rektaldrüsen bei Honigbienen (s. 130ff.). Die Frage nach ihrer Bedeutung zu beantworten, vermag auch er nicht.

[5]) Bei manchen Libellenlarven (Äschna, Libellula) sind sie auch in der Tat zu Atmungsorganen, sog. Tracheenkiemen, umgewandelt (siehe Atmung).

[6]) Pelouze, C. R. Acad. Sc. Paris. T. 43, 1856, p. 123.

K. Der Kot.

1. Das Aussehen des Kotes. Die Form des Kotes ist bei verschiedenen Arten mannigfach. Meist sind es Würstchen („salamini" — Grassi bei Termiten) oder Säulchen. Bei Seidenraupen konnte ich mich davon überzeugen, daß sie die Form des Rektums angenommen hatten: jedes Säulchen wies — verursacht durch die Rektalwülste (Rektaldrüsen) — sechs Kannelierungen auf. An beiden Enden waren die Säulchen etwas abgerundet [1]).

2. Die Kotabgabe. Gewisse Eigenarten der Kotabgabe kennt man von den Bienen. Normalerweise setzen die Bienen ihren Kot nur im Freien ab, etwa im Fluge. Im Winter, wenn sie ihre Wohnung nicht verlassen, bewahren sie den Kot im Dickdarm. Im Frühjahr, beim ersten warmen Wetter werden „Reinigungsausflüge" unternommen. Gelegentlich (nach manchen Imkern, infolge Überfüllung des Dickdarms) können die Bienen den Kot nicht bis zum Eintritt des, zum Ausfluge notwendigen Wetters bei sich behalten; sie beschmutzen dann das Innere des Stockes (Bienenruhr).

Die Königin hingegen setzt ihren Kot, einen Tropfen einer etwas trüben gelblichen Flüssigkeit, im Stocke selbst ab; er wird von den Arbeitsbienen begierig aufgesogen [2]).

3. Zusammensetzung des Kotes. Nahrungsausnützung.

Wenden wir uns der Betrachtung von Kotzusammensetzung und, im Zusammenhang damit, der allgemeinen Nahrungsausnützung zu. Allgemeines läßt sich hierüber bei der großen Mannigfaltigkeit nicht sagen. Es sei denn, daß der Kot der Insekten stets als eine Mischung der Rückstände der Verdauung mit dem Harn (Exkret der Malpighischen Gefäße) anzusehen ist.

Wir dürfen erwarten einen gewissen Gegensatz zwischen reinen Fleischfressern und reinen Vegetariern zu finden. Die Larve von Myrmeleon verdaut das Fleisch der Beute extrasomatisch, nimmt also nur Lösliches in ihren Darm auf. Alles was nicht assimiliert werden kann, bleibt in dem blind geschlossenen Mitteldarm liegen und wird erst ausgestoßen, wenn nach vollendeter Verwandlung die Verbindung zwischen Mittel- und Enddarm sich herstellt. Man kann hieraus entnehmen, eine wie geringe Menge der, von der gefräßigen Larve aufgenommenen Nahrung, dem Verdauungs- und Resorptionsprozeß hat widerstehen können. Ähnliches hörten wir von manchen Larven von sozialen Hymenopteren; viele von ihnen sind freilich keine Fleischfresser, allein die ihnen (z. B. bei den Bienen) als Futtersaft gereichten Substanzen sind so weitgehend vorverdaut, daß sie eben auch keinen nennenswerten Rückstand bilden [3]).

[1]) Weiteres über die Form des Kotes bei Plateau (Mém. Acad. Belgique T. 41, 1875, Mém. 2; Biedermann (Mehlwurm, kleine kegelförmige schneeweiße Klümpchen Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105). Petersen, H., Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121 bei der Honigbiene (S. 135 und 149).

[2]) v. Berlepsch, A., Die Biene. Mannheim. J. Schneider, 2. A., 1869, S. 66.

[3]) Erwähnt sei die Möglichkeit, daß Bienenlarven Verdauungsrückstände teilweise durch den Mund entleeren. Viel kann es nicht sein, nach den Erfahrungen von Straus findet bei diesen Tieren „eine sehr weitgehende Assimilation der Nahrung" statt (Zeitschr. Biol. Bd. 56, 1911, S. 347, spez. S. 361). Nach Schaudinn (Arb. Kais. Gesundheitsamt Bd. 20, 1904, S. 387) werden im Mitteldarm von Culex die nicht resorbierbaren Substanzen des mit dem Blute aufgenommenen Hämoglobins, in Form von krystallinischen, braunen bis schwarzen, stark lichtbrechenden Körnchen ausgefällt. Sie bilden im Verein mit dem Exkret der Malpighischen Gefäße die Exkremente der Mücke.

Ganz anders bei Pflanzenfressern und zwar durchaus nicht nur bei solchen, die von Pflanzengeweben leben: Füttert man einen Mehlwurm reichlich mit Mehl, so gehen „Stärkekörner entweder ganz unverändert, oder nur teilweise gelöst (korrodiert) aus dem Mitteldarm in den Enddarm über und finden sich in großer Menge auch in den, dann kleine schneeweiße, kegelförmige Klümpchen bildenden Exkrementen“ [1]). Bei Insekten, die Blätter oder andere Pflanzengewebe fressen, ist die Tatsache, daß große Mengen unverdauter Substanz im Enddarm, ja im Kot erscheinen, noch viel augenfälliger, als etwa beim Mehlwurm. Bei vielen solchen Insekten fand Plateau im Rektum (und in den Exkrementen) nicht nur unverdautes Chlorophyll (Hydrophiliden, Lamellicornier, Raupe von Liparis dispar), sondern er sah in diesem Darmteil der Locustiden und Acridier noch Stücke der gefressenen Gramineen, wie sie auch im Jabot vorkommen [2]). Der Grund für die Erscheinung ist das Fehlen eines zelluloselösenden Ferments bei den Insekten; das zeigen Biedermann und Moritz [3]) an Raupen vom Kohlweißling: nur die beim Freßakt eröffneten Zellen werden leerverdaut, die andern erscheinen im Kot völlig intakt und wohl konserviert. Chlorophyll, ja, wie es scheint, selbst die Stärke, wird innerhalb ganzer Zellen nicht gelöst. Dadurch wird ja auch — wir wiesen darauf hin — die ungeheure Gefräßigkeit dieser Tiere verständlich (eine Raupe des Kiefernspinners, Lasiocampa pini soll nach Ratzeburg vom Ei bis zur Verpuppung etwa 1000 Kiefernnadeln benötigen).

Genauer sind wir über die Ausnützung der Nahrung bei der Seidenraupe durch Kellner und seine Schüler (neben einigen anderen Autoren) unterrichtet. E. Peligot [4]) hatte gefunden, daß die Raupen 45—49% der verfütterten Blätter unberührt lassen, von dem Rest aber nur $^1/_6$ assimilieren. (Freilich beruht die Angabe auf einem Kotgewicht, bei dem der Harn mit einbegriffen ist.) Wesentlich günstiger gestaltet sich die Ausnützung nach Kellner [5]). Wir beschränken uns auf ältere Raupen: zwischen dritter und vierter Häutung (Periode vier) und zwischen vierter Häutung und Spinnreife (Periode fünf). In Periode vier ergaben sich, auf 1000 Raupen bezogen folgende Zahlen:

Gesamtfutter enthält Trockensubstanz	948,51 g
Verschmähter Futterrückstand, Trockensubstanz . . .	654,03 g
Daher Gesamtverzehr, Trockensubstanz	294,48 g
Kot enthält Trockensubstanz	169,09 g
Verdaut (absorbiert) wurde an Trockensubstanz	**125,39** g

Das ist also 42,58% der Trockensubstanz, der wirklich verzehrten Blättermasse. In der letzten Periode (5) vor dem Spinnen nützen die Raupen nur 33,44% des Trockenverzehrs aus, was wohl mit dem gleich-

[1]) Biedermann, Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 147.

[2]) Plateau, Mém. Acad. Belgique T. 41, 1875, Mém. 2. Den Nachweis, daß es sich (im Enddarm von Lamellicornieren: Maikäfer) wirklich um unzerstörtes Chlorophyll handle, hatte Chautard (C. R. Acad. Sc. Paris T. 76, 1873, p. 103) erbracht.

[3]) Biedermann und Moritz, Arch. ges. Physiol. Bd. 75, 1899, S. 1 (Raupen S. 43 ff.).

[4]) Peligot, C. R. Acad. Sc. Paris T. 33, 1851, p. 490.

[5]) Kellner, O. (T. Sako und J. Sawano), Landw. Versuchsstation Bd. 30, 1884, S. 59; vgl. auch Urech, Arch. Sc. physiques nat. Ann. 101 (=(4) T. 2), 1896, p. 622.

zeitigen Älterwerden der Blätter zusammenhängt. Auf die verschiedenen Substanzen bezogen, ergab sich folgende Ausnützung in % des wirklichen Verzehrs der betreffenden Substanzen:

	Organ. Substanz	Roh-protein	Rohfett	Rohfaser	N.-freier Extrakt	Minerale	Eiweiß	Stickstoffh. Nichteiweiß
Periode 4	44,49	59,70	76,82	0,0	41,11	20,30	71,78	8,—
„ 5	35,28	56,88	56,–	0,0	30,07	13,75	68,21	2,52

Es ist kaum anzunehmen, daß bei allen Raupen das Verhältnis relativ so günstig sei: Maulbeerblätter sind ein besonders kräftiges, zartes Futter. Immerhin muß es auffallen, daß in den gefressenen Blattstücken ⅓ der Substanz sich in angebissenen Zellen befindet; denn daß auch bei der Seidenraupe die intakten Blattzellen im Enddarm und Kot ihr normales Aussehen bewahrt haben, konnte ich oft feststellen.

4. Der Kot und die Nahrungsausnützung bei Insekten mit absonderlicher Ernährungsweise.

a) Pflanzensaftsaugende Hemipteren: Hier sollen in erster Linie die, Honigtau erzeugenden Blatt- (und Schild-) Läuse besprochen werden. Diese Tiere[1]) (z. B. Aphis tiliae auf Tilia grandifolia u. a. m.) schnellen den Kot als glänzende Kügelchen im Bogen oft mehrere Zentimeter weit. Eine Aphis-Art (auf Acer platanoides var. purpureum) entleerte in 24 Stunden 48 Tropfen (als Maximum). Die Tagesproduktion einer Camelien-Schildlaus war 13 Tropfen, die 0,5 mg Trockensubstanz enthielten. Dieser Kot ist äußerst reich an Zucker, und zwar enthält die Trockensubstanz bei der Aphis-Art auf Acer platanoides 22% Traubenzucker und 30% Rohrzucker (Büsgen[1]) S. 414)[2]). Wir hörten, daß diese Zuckermengen (Honigtau) Ameisen und Bienen zur Nahrung dienen. Man hat diese eigentümliche Substanzvergeudung mit der Eiweißarmut und dem vergleichsweise beträchtlichen Gehalt an Zucker der gesogenen Säfte erklärt: Um sich das nötige Quantum Eiweiß zu verschaffen, müsse das Insekt große Mengen Saft und damit überflüssig viel Zucker saugen, der dann, ohne absorbiert zu sein, den Körper auf dargetane Weise wieder verläßt. Bei anderen Blattläusen finden sich zuweilen andere Arten von Kohlehydraten als Kot. In den von Schizoneura lanuginosa (einer gallenbewohnenden Blattlaus auf Ulmen) bewohnten Gallen finden sich[3]) „zahlreiche größere oder kleinere, graulich schimmernde Kügelchen, die aus einer eigentümlichen durchsichtigen, wasserhellen, zähen und klebrigen Flüssigkeit bestehen". Die Tropfen können schließlich zu einem einzigen Flüssigkeitsquantum von der Größe einer Haselnuß zusammenfließen. Es handelt sich, nach verschiedenen Eigenschaften zu schließen, um eine Gummiart, der Liebermann den Namen „tierisches Dextran" gibt[4]).

Nach Büsgen (l. c. S. 418) gibt es auch Aphiden (z. B. Aphis padi u. a.), die offenbar keinen Zucker im Kot ausscheiden, wenigstens

[1]) Nach Büsgen, Jenaer Zeitschr. Nat. Bd. 25, 1891, S. 339.

[2]) Vgl. auch Unger, Ber. Akad. Wiss. Wien. math. nat. Kl. Bd. 25, 1857 S. 449; Boussignault, C. R. Acad. Sc. Paris T. 74, 1872, S. 87.

[3]) Liebermann, Leo, Arch. ges. Physiol. Bd. 40, 1887, S. 454; v. Horváth, G., Wien. entom. Ztg., Jahrg. 6, 1887, p. 249.

[4]) Stark rechts drehend, in kaltem Wasser schwer löslich. Löslicher in kochendem Wasser; klebt; Kochen mit verdünnter H_2SO_4 ergibt reduzierende, gärungsfähige Substanz (Zucker), Formel nicht bestimmbar.

dient ihr Kot, im Gegensatz zu Honigtau weder Ameisen, noch Bienen, noch gewissen Pilzen zur Nahrung. Ebensowenig findet sich Zucker im Schaum der Schaumzirpe (der Larve von Aphrophora spumaria) und von Philaenus. Dieser Schaum, „Kuckucksspeichel" genannt, ist aber nichts, als der, durch Tracheenluft in Schaum verwandelte Kot unserer Saftsauger, in dem sie sich verbergen [1]). Dabei kann gezeigt werden, daß der Schaum wirklich als verdauter Pflanzensaft aufzufassen ist: einmal enthält er noch nachweislich Amylase, die den Speicheldrüsen entstammen soll, dann gelang der spektroskopische Nachweis von Lithium im Schaum von Tieren, die auf Tradescantien gesogen hatten, die 24 Stunden lang mit Lithiumchlorid gegossen worden waren. Um sich ein Bild von der Nahrungsausnützung bei diesen Tieren (Larve von Aphrophora salicis) zu machen, analysiert Gruner deren „Kuckucksspeichel" und vergleicht ihn mit Preßsaft aus Weidenblättern und -Stengeln. Kuckucksspeichel enthält im Mittel: Wasser 99,48%, organische Substanz 0,14%, anorganische Salze 0,38%. Preßsaft aus Weidenteilen enthält: Wasser 94,565%, organische Substanz 3,827%, Salze 1,607% [2]). Von jener mangelhaften Ausnützung der gesogenen Säfte wie bei Honigtau bereitenden Aphiden ist hier also keine Rede.

b) Nahrungsausnützung (und Kot) bei Tieren mit abnorm schwerlöslicher Nahrung. *α*) Holzfresser: Wir hörten, daß Holz schwer lösliche Kohlehydrate (Zellulose und Pentosane) in einer durch „inkrustierende Substanzen" sicherlich noch schwerer zugänglichen Form enthält. Abgesehen von dem, über Pentosan lösende Fermente Gesagten, wissen wir nichts über die Verdauung des Holzes [3]); hingegen beziehen sich einige Angaben von Grandis und Muzio [4]) auf die Totalausnützung des gefressenen trockenen Holzes bei Callidium sanguinosum. Die Autoren berechnen die ausgenützte Substanz aus dem Prozentgehalt an Asche in Nahrungsholz und Kot und finden, daß 128,48 g Holz die gleiche Aschenmenge hat als 100 g Kot, die Aschenanreicherung des Kotes entspricht naturgemäß der Ausnützung an Organischem. Nimmt man also an, es seien Salze nicht absorbiert worden, so ergäbe sich eine Ausnützung von 22,16%, eine Zahl, die also gewiss etwas zu niedrig ist, da eben doch sicherlich auch Salze absorbiert werden.

Die Tatsache, daß die Holznahrung nur mangelhaft ausnutzbar ist, drückt sich auch darin aus, daß die Termiten ihren Kot, bis zu einem gewissen Grade, immer wieder als Nahrung verwerten.

β) Über Verdauung und Ausnützung von Horn ist nichts Sicheres bekannt.

γ) Die Bienenmotte (Galleria melonella) [5]), deren Nahrung das, mit Puppenhüllen gemengte Wabenwachs der Bienenstöcke ist, entleert einen Kot, der nur mehr 28% Wachs enthält, während sich in den Waben 60% nachweisen läßt [6]).

[1]) Gruner, Max, Zool. Anz. Bd. 23, 1900, S. 431. Der Kuckucksspeichel soll ein besonderer Schutz gegen Ameisen sein.

[2]) Auch Mucin und Eiweiß fehlen in dem „Kuckucksspeichel".

[3]) Es sei aber daran erinnert, daß Pilze das Holz derart zu verändern imstande sind, daß offenbar die Zellulose von den inkrustierenden Stoffen befreit wird (Zellulosereaktion in pilzbewohntem Holz positiv).

[4]) Grandis und Muzio, Arch. ital. Biol. T. 29, 1898, p. 315.

[5]) Sieber, M. und S. Metalnikow, Arch. ges. Physiol. Bd. 102, 1904, S. 269.

[6]) Über die Stickstoffausnützung liegen definitive Angaben nicht vor, da reine Puppenhüllen und andere N-haltige (wachsfreie) Wabenverunreinigungen nicht verfüttert wurden. Bei Aufnahme der gesamten Wabensubstanz findet geringe prozentuale N-anreicherung im Kote statt, die durch die Wachsverarmung (Ausnützung) erklärt wird (Waben 2,2% N, Kot 3% N im Durchschnitt).

L. Nahrungsentziehung (Freßperioden, Hunger, Durst).

In diesem Abschnitt beschäftigt uns das Hungern etc. der Insekten natürlich nur insoweit, als sich daraus Schlüsse auf die allgemeinen Ernährungsverhältnisse ziehen lassen, für Hungerstoffwechsel sei auf Bd. 2 verwiesen.

1. Zuerst müssen wir uns die Frage vorlegen, wie lange verweilt die Nahrung im Darm? Eine Frage, deren Beantwortung zur Beurteilung der Freßperioden etc. nötig ist.

Bei ausgewachsenen Insekten, bei denen die Darmteile ja oftmals durch Verschlußeinrichtungen voneinander getrennt sind, berufen, das Verweilen der Nahrung in dem jeweils vorher gelegenen Darmabschnitt zu gewährleisten, dauert der Durchtritt der Nahrung durch den Darm scheinbar lang. Lange schon verweilt, wie man leicht sehen kann, die Nahrung im Kropfe. Bei Carabiden und Dytisciden soll nach Plateau [1]) die Verdauung sehr langsam von statten gehen. Bei der Larve von Libellula vulgata findet er noch nach 8 tägigem Hunger einen vollen Darm. Doch dies bezieht sich nur auf die Gesamtnahrung: während man noch lange nach einmaliger Fütterung, gefärbte Nahrung im Kropfe findet, treten schon nach verhältnismäßig kurzer Zeit kleine Mengen der kenntlich gemachten Substanz in Mittel- und Enddarm ein (Periplaneta). Graber [2]) fütterte ausgehungerte Feldgrillen (Gryllus campestris) mit Salatblättern und schon nach 7 Stunden stellte er die erste Kotabgabe fest. Für Raupen sind mir Zahlen nicht bekannt, doch dürfte hier die Nahrung den Darm mit besonders bemerkenswerter Eile durchsetzen. Übrigens sollen alle diese Dinge in weitgehendem Maße von der umgebenden Temperatur abhängen. Bei Anopheles und Culex ist nach Grassi [3]) und Schaudinn [4]) „die Schnelligkeit des Verdauungsprozesses außerordentlich von der Temperatur abhängig. . . Während beispielsweise ein vollgesogenes Culexweibchen bei 26° C schon nach 2 Tagen wieder einen leeren Magen hat, kann dasselbe Tier bei 8° C erst nach 6—8 Tagen ganz verdaut haben" (Schaudinn, S. 422). Die Schnelligkeit des Durchgangs der Nahrung durch den Darm hängt aber auch von der Beschaffenheit der Nahrung selbst ab. Diese Schnelligkeit ist größer, wenn man Raupen von Tineola biselliella mit Stärke oder Ceresin füttert, als wenn die Tiere Wolle fressen: Diese letztere wird viel länger im Darme zurückbehalten [5]).

2. Wie lange hungern Insekten? Das Widerstandsvermögen gegen Hunger scheint bei verschiedenen Insekten sehr verschieden zu sein. Das mag oft mit der verschiedenen Verdauungsgeschwindigkeit zusammenhängen (die aber von den Autoren niemals berücksichtigt worden ist), dann aber auch mit anderen Eigentümlichkeiten der

---

[1]) Plateau, Mém. Acad. Belgique T. 41, 1875, Mém. 2.

[2]) Graber, Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. math. nat. Kl. Bd. 59, S. 29.

[3]) Grassi, Die Malaria. Jena, G. Fischer, A. 2, 1901, S. 75 und S. 106.. Bei 27—30° dauert die Verdauung 2 Tage, bei 15° stocken sie erst wieder nach 10 und mehr Tagen (Anopheles).

[4]) Schaudinn, Arb. Kais. Gesundheitsamt Bd. 20, S. 387. Die Bedeutung der Temperatur für derartige Fragen dürfte im allgemeinen zu wenig gewürdigt worden sein. Vgl. das im dritten Teile über den Einfluß der Temperatur auf Erregbarkeit und Bewegung der Muskeln Gesagte.

[5]) Sitowski, L. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, 1910 Cl. Sc. math. nat. Ser. B. p. 775 (S. 783).

Ernährung. Bei den männlichen Bienen, die in Anbetracht ihrer vorverdauten Nahrung sicherlich die aufgenommene Substanz nicht lange im Darme beherbergen, fand Schönfeld[1]) bei wiederholten Versuchen, daß sie ohne Futtersaftnahrung schon nach 3 Tagen an Erschöpfung zugrunde gingen. Hingegen können nach Grassi und Sandias[2]) die holzfressenden Termiten und besonders die „Soldaten" längere Zeit Hunger ertragen. Sie können mehr als 8 Tage ohne Nahrung am Leben bleiben. Doch sind das immer noch wenig beträchtliche Zahlen, Tieren entlehnt, denen das soziale Leben eine Gewähr für dauernde Ernährung gibt. Wo dies nicht der Fall ist, scheint auch eine Anpassung an die Möglichkeit längerer Nahrungsentziehung zu bestehen: Slowtzoff[3]) läßt gut genährte Maikäfer hungern und gibt als Maximum 28 Tage an, die vier kräftige Tiere (unter „hunderten") ohne Nahrung zu leben vermochten. Die meisten sterben nach 21 Tagen; manche (8%) allerdings schon am 6. Tage. Carabus morbillosus hungert unter günstigen Bedingungen 23 Tage 3 Stunden (in einem maximalen Falle)[4]). Die Fähigkeit, Hunger zu ertragen, ist bei niederer Temperatur größer als bei höherer.

Um nun noch zwei extreme Fälle zu erwähnen, so vermag nach Dufour[5]) Myrmeleon 6 Monate zu hungern. Ebensolang kann die Bettwanze jede Nahrung entbehren (Leunis nach Taschenberg, Brehms Tierleben).

3. Wasserbedarf, Wasserentbehrung. Berger[6]) hält Mehlwürmer in absolut trockenem Medium (auf Kleie, bei 105° getrocknet, unter aufgeschliffener Glocke, durch die täglich eine Zeit lang, durch konzentrierte Schwefelsäure getrocknete Luft geleitet wird. Unter der Glocke selbst befindet sich konzentrierte Schwefelsäure, um die Feuchtigkeit aufzunehmen, welche die Tenebriolarven ausdünsten). „In diesem absolut trockenen Medium sind einige Würmer 4 Wochen lang am Leben geblieben, während die Mehrzahl der Larven durch Vertrocknen in der dritten oder vierten Woche zugrunde gegangen waren." Solange die Tiere leben, halten sie ihren Wassergehalt mit großer Zähigkeit annähernd konstant[7]), um unmittelbar nach dem Tode „postmortaler Austrocknung anheim zu fallen". Allein bei alledem büßen die Tiere auch an Körpertrockensubstanz ein: ein Wachstum ist nur möglich, wenn ihnen der normale Wassergehalt „trockenen" Mehles (12%) zur Verfügung steht.

Anders bei Insekten, die in trockenem Holz leben. Die Tatsache, daß das Wasser, das zur normalen Körperzusammensetzung von Callidium

---

[1]) Schönfeld, Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg i. B. und Leipzig, P. Wätzel, 1897, S. 33.

[2]) Grassi und Sandias, Costituzione e sviluppo delle società dei Termitidi (Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania (4) Vol. 6 und 7, Separat Catania, 1893, p. 100.

[3]) Slowtzoff, B., Beitr. chem. Physiol. Bd. 4, 1904, S. 23. Siehe auch Biochem. Zeitschr. Bd. 19, 1909, S. 504, Geotrupes stercoralis, Hunger).

[4]) Manca e Fatta, Arch. di Fisiologia Vol. 2, 1905, p. 459.

[5]) Dufour. Ann. Sc. étrang. T. 7, 1834, nach Sharp.

[6]) Berger, B., Arch. ges. Physiol. Bd. 118, 1907.

[7]) d. h. dissimilatorische Gewebseinschmelzung (Verlust an Trockensubstanz) und Wasserverlust halten sich die Wage (siehe Stoffwechsel im zweiten Teil). Das Körpergewicht nimmt ab, die Tiere behalten aber den normalen Prozentgehalt an Wasser.

sanguineum gehört, nicht vorgebildet im trockenen Holze sich befindet, sondern auf dem Wege des Stoffwechsels erst gebildet werden muß, wollen Grandis und Muzio [1]) durch Rechnung beweisen. Wir können ihre Überlegung nur andeuten. Bei der aus Holz- und Kotanalyse berechneten Durchschnittsausnützung [2]) des N des gefressenen Holzes, gelingt es den Larven ihrem Körper am Ende der Larvenzeit einen N-Gehalt von 4,367% zu verschaffen, während das Holz 0,494% N enthält. Die hierzu notwendige Gesamtmenge ausgenützten Materials, mit einem Wassergehalt von 11,43%, würde bei der relativen Ausnützung des Wassers [3]) nicht hinreichen, der Larve einen Wassergehalt von 58,15% zu verschaffen; dieser Wassergehalt muß zum Teil anderswo herstammen, vermutlich als Produkt von Abbauprozessen an der assimilierten Substanz [4]).

Ansprechender dürfte die Beweisführung sein, die Sieber und Metalnikow [5]) für eine analoge Wassergewinnung bei der in trockenen Bienenwaben lebenden Raupe von Galleria melonella geben: Die Tiere bedürfen einmal des Wachses, dann aber der stickstoffhaltigen Beimengung der Waben. Beide Bestandteile sind notwendig. Das Wachs kann nun zwar nicht durch Kohlehydrate etc., wohl aber durch Wasser ersetzt werden: „Man braucht die dargereichte Substanz (N-haltige Beimengung zum Wachs in den Waben, vornehmlich Bienenpuppenhüllen) nur etwas mit Wasser anzufeuchten, damit das Tier ebenso wie nach Zusatz von Wachs progressiv an Gewicht zunimmt". Offenbar dient Wachs nicht nur als (fettartiges) Nährmaterial, sondern auch dazu, dem Tier das Wasser zu liefern, das bei der Oxydation der Alkohole entsteht, die ja im Wachs enthalten sind (l. c. S. 280 f.).

M. Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung.

1. Die Nahrung gelangt in das Blut.

Während ein Teil der absorbierten Nahrung sicherlich in den Epithelzellen des Darms liegen bleibt (wir werden uns mit ihm im Abschnitte „Reserven" kurz beschäftigen), gelangt ein anderer Teil in die Leibeshöhle. Bei den Tracheaten spielen Blutgefäße ja nicht die Rolle wie bei Tieren, die durch die Zirkulation den einzelnen Gewebsteilen den Sauerstoff zuführen; so finden wir denn auch bei den Insekten wenig Angaben über besondere Darmgefäße oder Darmblutsinus, berufen, die Nahrung in Empfang zu nehmen. Nach Ansicht der meisten Autoren werden die Absorpta von den Darmzellen unmittelbar dem Blute übergeben, welches die abdominale Leibeshöhle (Periviszeralraum) erfüllt [6]). (Siehe Zirkulation in Band 2.) Jedenfalls fand ich in der Literatur mehrere Versuche mitgeteilt, welche zeigten, daß verfütterte Stoffe tatsächlich

[1]) Grandis und Muzio, Arch. ital. Biol. T. 29, 1898, p. 315.

[2]) Der Kot enthält noch 0,351 % N.

[3]) Der Kot enthält noch etwa 10 % Wasser!

[4]) Bei dieser Rechnung ist mancherlei nicht berücksichtigt, so z. B. der Stoffverbrauch der Larve; daher beschränke ich mich auf obige Darstellung des Gedankengangs, eine sonst nötige Kritik würde viel zu weit führen.

[5]) Sieber und Metalnikow, Arch. ges. Physiol. Bd. 102, 1904, S. 269.

[6]) Miall und Denny, The Cockroach, „There are no absorbent vessels" (p. 132), The blood in the periviscera space „receives the products of digestion, which are not transmitted by lacteals, but discharged at once into the blood" (p. 141).

in die „Periviszeralflüssigkeit" gelangen [1]). Schönfeld [2]) aber will sogar den unmittelbaren Austritt der Absorpta aus der Mitteldarmwand gesehen haben.

2. Reserven.

a) In den Darmzellen.

α) Fett. Wir wissen, daß (bestimmte) Darmzellen Fett zu absorbieren, und auch aus seinen Bestandteilen (verfütterte Fettsäuren, Biedermann) aufzubauen vermögen. Sie halten nun sicherlich das Fett auch eine Zeitlang als Reserve fest [3]), doch sind wir über das Schicksal der in den Mitteldarmzellen aufgefundenen Fetttropfen wenig unterrichtet. Läßt man Küchenschaben hungern, so verschwindet das Fett aus den Mitteldarmzellen in 2—3 Wochen (Steudel; nach Schlüter schon in 8 Tagen).

β) Eiweiß. Man hat in den Zellen Eiweißklümpchen und Eiweißkrystalle gefunden, die wir kurz kennen lernen, wobei wir die Möglichkeit einer Reservespeicherung in den Mitteldarmzellen überhaupt besprechen wollen. Die genaueste Beschreibung dieser Zell- und Kerneinschlüsse verdanken wir Biedermann, obwohl einige Autoren auch schon vor ihm, die in Frage stehenden Gebilde gesehen hatten [4]). Zuerst kommen Krystalle in Betracht, die sich in den Kernen der Mitteldarmzellen des Mehlwurms nachweisen ließen und die durch Löslichkeit und Reaktionen (z. B. Xanthoproteinreaktion u. a.), als Proteinkrystalle erkannt werden konnten.

Auch im Plasma der nämlichen Zellen findet Biedermann Eiweißkrystalle, die allerdings seltener im Plasma frei liegen, als vielmehr meist

---

[1]) Plateau, F., Mém. Acad. Belg. T. 41, 1875, Mém. 2, p. 91. (füttert Periplaneta mit sauer reagierendem Biere, und findet, daß dann die Periviszeralflüssigkeit sauer reagiert, während sie sonst alkalisch ist). Blanchard, E., Ann. Sc. nat. Zool. (3) T. 15, 1851, p. 371 (verfüttert Farbstoffe [z. B. Indigo an Larven vom Maikäfer], mit denen dann später das Blut der Tiere gefärbt erscheint). (Vgl. auch einige Arbeiten über Färbung von Seide durch Verfütterung von Farbstoffen an die Raupen z. B. Villon, M., La Soie, Paris 1890; Blanc, L., C. R. Acad. Sc. Paris T. 111, 1890. p. 280. Blanchard. Siehe Verson und Quajat, Il Filugello e l'arte sericola. Padova, Verona, Drucker 1896, p. 403). Sitowski (Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, 1910, Cl. Sc. math. nat. Sér. B. p. 775) teilt ausgedehnte Erfahrungen mit, die er mit Verfütterung von Farbstoffen bei Tineidenraupen gewann. Brillantblau und „Violettfettfarbe" färben auch das Blut der Tiere.

[2]) Schönfeld, P., Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg i. B. u. Leipzig, Wätzel, 1897, S. 30 (am ausgeschnittenen Mitteldarm frisch getöteter Bienen. Die Außenwand des Darmes wird immer aufs neue feucht, so oft man sie auch abtrocknet).

[3]) Frenzel, Arch. mikr. Anat. Bd. 26, 1886, S. 229 (beschreibt farblose oder mannigfach gefärbte Fetttröpfchen in den Mitteldarmzellen vieler Insekten). Weinland, Zeitschr. Biol. Bd. 51, 1908, S. 197, Calliphoralarven (schreibt dem (oben charakterisierten) „dritten" (letzten) Teil des Mitteldarms die Aufgabe zu, Fett aus Eiweiß zu bilden. In ihm, wie im „ersten" Teil des Mitteldarms befindet sich stets Fett, das erst (fast) verschwindet und in den „Fettkörper" wandert, wenn die Larve reif zum Verpuppen ist). Schlüter, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 13, 1912, S. 155 (Fettbildung im Mitteldarm von Periplaneta nach Zuckerfütterung). Steudel (Periplaneta).

[4]) Biedermann, W., Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105; Frenzel, J., Berlin. entom. Zeitschr. Bd. 26, 1882, S. 267; Rengel, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 62, 1897, S. 1. Alle drei beim Mehlwurm. v. Gehuchten, La Cellule T. 6, 1890, p. 183 (Larve von Ptychoptera contaminata, siehe Fig. 274, b); Léger et Duboscq, Arch. Zool. expér. (3) T. 7, 1899, p. XXXV, Gryllus etc.; Mingazzini, P., Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. 9, 1889, S. 1 (Lamellicornierlarven). Petersen, H., Arch. ges. Physiol. Bd. 145, 1912, S. 121 (S. 127).

in eigenartigen, ihrerseits eiweißartigen Gebilden eingeschlossen sind, den „Proteinkörnern" und den „Proteinklümpchen". Die „Proteinkörner" sind rundliche bis eiförmige, ziemlich stark lichtbrechende, farblose Körper. Die Zellen (zuweilen ist keine Zelle frei von diesen Gebilden) enthalten meist je ein einzelnes solches Korn, seltener zwei oder drei. Bei gut gefütterten Tieren findet man, besonders im oberen Abschnitt des Mitteldarms, in den „Körnern" je ein Proteinkrystall, wie wir sie in den Zellkernen soeben kennen lernten.

Die „Klümpchen" finden sich hauptsächlich im unteren Drittel des Mitteldarms: sie liegen dicht unter dem Zellsaum, sind stark lichtbrechend und von rundlicher oder eckiger Form. In jeder Zelle findet man nur je ein solches Klümpchen. Läßt man die Substanz dieser Klümpchen durch Wasserzusatz aufquellen, so erkennt man in den größeren, zahlreiche kleine Krystalle.

Über die Bedeutung dieser eigenartigen Eiweißgebilde läßt sich Bestimmtes nicht sagen. „Ich bin . . . geneigt," (sagt Biedermann, S. 127) „nicht nur die Kernkrystalloide, sondern auch die Proteinkörner und Klümpchen mit ihren Einschlüssen als Reservestoffe aufzufassen." Diese Ansicht ist durch folgende Argumente zu stützen: 1. Proteinkörner, Dotterplättchen, krystallinisches Eiweiß im allgemeinen, scheinen überall, im Pflanzen- und Tierreich, Reservematerial zu sein. 2. Gegen die Auffassung, als handle es sich um Sekretkörner, spricht der Umstand, daß van Gehuchten bei Ptychopteralarven die Einschlüsse nur in den Absorptionszellen findet. 3. Endlich konnte Biedermann eine ausgesprochene Abhängigkeit der Zahl und Größe, der in Frage stehenden Einschlüsse, vom Ernährungszustand nachweisen. In mannigfacher Weise (um derentwegen auf das Original verwiesen werden muß) nahmen die Gebilde im Hunger an Zahl oder Größe ab, ohne daß es jedoch gelänge, auch durch mehrwöchentliches Hungernlassen den Mitteldarm von den Zelleinschlüssen zu befreien. — Wenn wir nun diese Einschlüsse — und auch die Fetttropfen — als Reserven auffassen, so ergibt sich für die Insekten mit einerlei Mitteldarmzellen (wie den Mehlwurm) eine beträchtliche Schwierigkeit: Was geschieht mit den Reserven beim Abstoßen der Zellen? Möglicherweise mag das Fett die Zelle vorher verlassen, die eiweißartigen Einschlüsse fand Biedermann stets im Darm zwischen den Schichten der „peritrophischen Membran". Sie werden offenbar im Darme selbst aufgelöst, mögen auch den (flüssigen) Eiweißkörper des Darmsaftes bilden, werden aber stets wieder resorbiert; sie gelangen hierbei sicherlich in Zellen, die ihnen nun wieder eine Zeitlang zum Ruheplatz dienen. Durch diesen Kreislauf könnte das einmal gespeicherte Eiweiß in der Sekretion stets wieder benutzt und stets wieder gespeichert werden, dauernd ergänzt durch neue Absorpta [1]). Verpuppt sich aber der Mehlwurm, so werden nun erst diese Reserven ihrer wahren Bestimmung zugeführt: Das Epithel des Larvendarms löst sich ab und umgibt sich mit einer Hülle (Zyste), in der es zerfällt. Um diese Zyste bildet sich der neue Darm des ausgewachsenen Tieres, dem der alte Darm mit seinen Einschlüssen nun, vergleichbar dem Dotter im Darm eines Embryo, zur Nahrung dient: der alte Darm wird verdaut und resorbiert [2]).

[1]) Versuche Biedermanns, zu beweisen, daß die Darmzelle die beschriebenen Einschlüsse auch aus verfütterten Aminosäuren rekonstruieren kann, schlugen leider fehl.

[2]) Zu ähnlichen Anschauungen kommt auch M. v. Linden für Vanessen-Raupen, in deren Darmzellen sie verschiedenartige, meistens gefärbte Krystalle, findet,

b) Der Fettkörper[1]).

Die Mengen an Reservefett, die der Darm im besten Falle zu speichern vermag, tritt gegen diejenige zurück, die der „Fettkörper" aufbewahrt. In der Leibeshöhle der geflügelten Insekten und ihrer Larven finden sich Massen großer Zellen, die mit kleinen Fetttropfen gefüllt sind, der sog. Fettkörper. Es ist ein mesodermales Gewebe, eine Differenzierung von Teilen der Cölomwand. Die Form dieses Gebildes ist bei verschiedenen Arten recht mannigfach, mehr oder weniger gelappt, ja netzförmig. Es umhüllt einen Teil der Eingeweide, („innerer Fettkörperstrang", v. Wielowiejski, Fig. 277), bildet außerdem eine Schicht unter dem Integument („peripherische Fettkörperschicht", v. Wielowiejski) und endlich gibt es noch einen „perikardialen Fettkörper", der das Herz auf beiden Seiten begleitet. Der Fettkörper ist besonders ansehnlich bei den Larven entwickelt, die ja darauf angewiesen sind, für die Verwandlung Nahrung zu speichern.

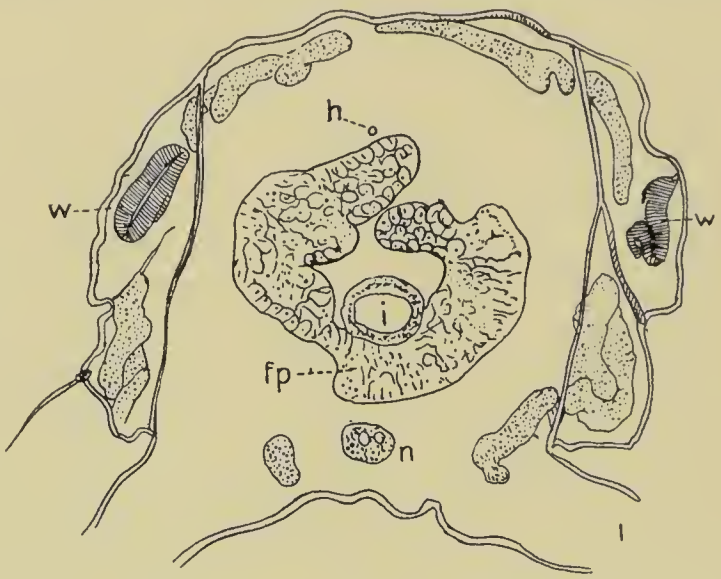


Fig. 277.

Querschnitt durch den Thorax einer Tineidenlarve, in der Region des zweiten Flügelpaares (w). i Mitteldarm, h Herz, fp Fettkörper, l Bein, n Bauchmark (nach Packard).

α) Was findet sich in den Zellen des Fettkörpers? Die Zellen sind nicht einheitlich; wir wollen zwischen Fettzellen und Önozyten unterscheiden. Die Fettzellen enthalten in erster Linie Fett, sei es in Gestalt großer, heller, meist farbloser Tropfen (innerer Strang), sei es als kleine, meist gelbe Tropfen (kleine Zellen der peripherischen Schicht) [2]).

---

die vom gefressenen Chlorophyll abzuleiten sind. Vor der Verpuppung werden diese Krystalle in den Darm abgeschieden und dienen (der Farbstoff ist an Eiweiß gebunden) Puppe und Falter offenbar als Nahrung. Ein Teil wird vom ausschlüpfenden Schmetterling als erster (roter) Kot abgegeben. Daß die roten Darminhaltsmassen Nahrung sind, ergibt sich schon daraus, daß Parasiten sie fressen. (Der Schmetterling nimmt nur Nektar, also eiweißfreie Nahrung zu sich). Arch. ges. Physiol. Bd. 98, 1903, S. 1. — Für die ausgewachsene Honigbiene, deren Bedarf an Reservestoffen kaum nennenswert sein dürfte, ist es allerdings zweifelhaft, ob die eiweißartigen Einschlüsse der Mitteldarmzellen als Reservestoffe anzusehen sind (Petersen l. c. S. 129).

[1]) Allgemeines bei Packard, Textbook of Entomology. New York 1903.

[2]) v. Wielowiejski, H., Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 43, 1886, S. 512; Zool. Anz. Jahrg. 6, 1883, S. 318.

Neben dem Fett finden sich zuweilen in den Zellen Einschlüsse, die wir eiweißartige Reservestoffe nennen wollen, obwohl es nicht stets ausgemacht ist, daß es sich wirklich um Eiweiß handelt. v. Wielowiejski beschreibt solche „Eiweißreserven", und zwar an Stelle von Fett, bei der Larve von Corethra plumicornis im „äußeren Fettkörperlappen". Landois[1]) findet Eiweiß in den Fettzellen neben Fett. Diese Eiweißreserven beschränken sich nach Berlese[2]) auf Larven der Insekten mit vollkommener Verwandlung und finden während des Puppenstadiums Verwendung. Es sind lichtbrechende, durchsichtige, meist farblose Kügelchen, welche Eiweißreaktionen geben.

Mit Fett und Eiweiß sind die Einschlüsse nicht erschöpft. Henneguy[3]) findet bei Larven von Phytomyza chrysanthemi (Dipter) in besonderen Zellen Kalkkonkremente, die gleichfalls während des Puppenstadiums verschwinden. Wichtiger als dieser (wie es scheint einzig dastehende) Befund, ist das Vorkommen von Harnsäure[4]) und Uraten, sei es in den „Fettzellen", sei es in besonderen „Uratzellen" (hauptsächlich bei Hymenopteren). Es sind undurchsichtige Konkremente (Berlese), die (bei älteren Larven und vor allem) bei Imagines öfters vor den Fettreserven vorzuherrschen scheinen (v. Wielowiejski, l. c. bei Lampyriden), während umgekehrt bei (jungen) Larven eher die Reserven überwiegen. Dieses Auftreten von Harnsäure und Uraten, besonders bei älteren Individuen, im Verein mit der ausgiebigen Entwicklung des Tracheensystems im Fettkörper, macht eine hervorragende Stoffwechselfunktion des Fettkörpers sehr wahrscheinlich. Man hat den Fettkörper auch wohl mit der Wirbeltierleber verglichen (Weinland).

Neben den, der eigentlichen Ernährung dienenden Zellen, gibt es bei fast allen geflügelten Insekten noch andere, die sich durch gelbliche Körnchen auszeichnen. Da sie, der Körnchen wegen, eine weingelbe Farbe haben, so hat man sie „Önozyten" genannt. Sie sollen im Gegensatz zu Fett- (etc.) Zellen ektodermaler Abkunft sein, keine Reserven speichern, sondern irgendwie etwas mit Exkretion zu tun haben. Mit dem Alter häufen sich (gleich — wie wir hörten — den Uratkonkrementen) die gelben Granula in den Önozyten an[5]).

β) Wie gelangt die Reserve in den Fettkörper? Diese Frage zu beantworten sind einige wenige Versuche angestellt worden. Koschevnikov[5]) füttert Apis mellifica mit Honig, dem er geringe Mengen von Liq. ferr. sesquichlorat. zusetzt. Mit der Berlinerblau-Reaktion ließ sich dann später das Eisen in den Fettzellen (nicht aber in den Önozyten) nachweisen (S. 350). Sitowski[6]) füttert Pelzmottenraupen mit Wolle, die mit dem Fettfarbstoff „Sudan III" gefärbt worden war. Er gibt an, eine allgemeine Färbung des Raupenkörpers erzielt zu haben, an der Muskeln und Chitin nicht, der Fett-

[1]) Landois, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 15, 1865, S. 371; vgl. auch Sémichon, Bull. Mus. Hist. nat. T. 10, 1904, p. 555.

[2]) Berlese, Gli Insetti, Milano 1909, Vol. 1, p. 797.

[3]) Henneguy, Arch. Anat. micr. T. 1, 1897.

[4]) Neben Landois, Berlese, S. 790 und v. Wielowiejski: Fabre, Ann. Sc. nat. Zool. (3) T. 6. p. 167; Anglas, Thèse de Paris 1900; Pérez, Thèse de Paris 1902; Sémichon, L., C. R. Acad. Sc. Paris T. 140, 1905, p. 1715.

[5]) Koschevnikov, G. A., Zool. Anz. Bd. 23, 1900, S. 337 (Apis mellifica).

[6]) Sitowski, Bull. Acad. Sc. Cracovie 1905, Naturw. Rundsch. Bd. 21, 1901, S. 681; Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, 1910, Cl. Sc. math. nat. Sér. B. p. 775 (Verschiedene Fettfarbstoffe).

körper aber in überwiegendem Maße beteiligt war. In den Fettzellen waren die Fetttropfen gefärbt, nicht das Plasma.

Neuerdings (1910) erzielt Sitowski ganz gleiche Resultate, auch bei anderen Tineidenlarven (S. 779). „Die außerordentlich schnelle Färbung des Fettkörpers mit manchen Farbstoffen", sagt er, „weist darauf hin, daß der Farbstoff mit dem Blutstrome zum Fettgewebe gelangt"[1]).

c) Quantitative Angaben über Fett und Glykogen als Reserven, ohne Berücksichtigung der Lokalisation.

J. Straus[2]) untersucht die Reservestoffmengen bei Bienenlarven. Ich entnehme seiner Mitteilung folgende Zahlen.

α) Fett. Die Trockensubstanz der Arbeitsbienenlarve enthält am 5. Tage (einen Tag vor der Eindeckelung) 15,98 % Fett. Die Trockensubstanz der Drohne am 7. Tage (Ende des Larvenlebens) 21,31 % Fett (eine Drohne wiegt in dieser Zeit (frisch) 300 mg und enthält 15,7 mg Fett).

β) Glykogen. Die Trockensubstanz der Arbeitsbienenlarve weist die erstaunliche Menge von 32,48 % Glykogen auf (6. Tag, Ende des Larvenlebens). Bei der Drohnenlarve finden sich vor der Eindeckelung (7. Tag) 25,52 % Glykogen. (Eine Arbeitsbienenlarve wiegt am 6. Tage frisch 153,2 mg und enthält 11,5 mg Glykogen, eine Drohnenlarve wiegt am 7. Tage 300 mg und enthält 20,2 mg Glykogen).

Beide Stoffe finden während der Verwandlung reichlich Verwendung. Im Gegensatz zu anderen Insekten ist, zumal bei der Arbeitsbiene, nicht Fett, sondern Glykogen der wichtigste Reservestoff für die Verwandlung. Die Lokalisation des Glykogens und des Fettes wurde nicht untersucht.

3. Weiterer Stoffansatz und Stoffaufbau.

a) Stoffansatz. Wenn es wirklich wahr ist, daß viele wirbellose Tiere im ganzen nur wenig Stoff umzusetzen imstande sind — verglichen etwa mit den Warmblütern —, so scheinen viele Insekten vortreffliche Ausnahmen zu sein; und zwar in doppelter Beziehung: Einmal sind es die Insektenlarven, die wir als „Freßtiere" kennen lernten, die eine große Stoffmenge in der Zeit, in welcher für sie Futter vorhanden ist, sich aneignen müssen. Diese Menge muß hinreichen für die Periode der Verwandlung, ferner um die Geschlechtsorgane zur Entwicklung zu bringen, ja zuweilen (bei manchen Schmetterlingen) noch, um dem ausgewachsenen Insekt, das dann gar nicht frißt, das Leben zu ermöglichen. Ein anderes Beispiel liefern die sozialen Hymenopteren, z. B. die Bienenkönigin, deren Stoffumsatz schon durch die enorme Menge Eier, die sie abzulegen vermag, sehr groß ist: Rechnet man, daß eine Bienenkönigin in günstiger Zeit täglich 2000 Eier legt (das beobachtete Maximum soll 3021 sein) und daß diese 2000 Eier 0,40 g wiegen, während eine unbefruchtete Königin nur 0,20 g

[1]) Siehe auch Kowalewsky, Congr. intern. Zool., Sess. 2, Moscou 1892. Es gelang ihm nicht, verfütterte oder injizierte Farbstoffe (Indigokarmin, Ammoniakkarmin) im Fettkörper nachzuweisen. Ältere Literatur zu Fettkörper (n. Packard): Dufour, L., Ann. Sc. nat. T. 8, 1826, p. 29; ibid. Zool. (2) T. 18, 1842, p. 178; Leydig, Fr., Reichert & Du Bois-Reymonds Arch. Anat. 1863, p. 192.

[2]) Straus, J., Zeitschr. Biol. Bd. 56, 1911, S. 347.

wiegt, so ergibt sich hieraus die Notwendigkeit eines gewaltigen Stoffumsatzes (Dönhoff, v. Berlepsch, Schönfeld[1]) u. a.).

Aber schon als Larve wurde ihrem Vermögen, Stoffe anzusetzen, viel zugemutet, entwickelt sich doch gerade die Königin, die größte Form des Bienenstaates, am schnellsten. Nach obiger Angabe wiegt ein Bienenei 0,00022 g, am Ende des 4. Tages wiegt die königliche Larve schon 0,213 g, am 6. Tage (vor der Eindecklung) 0,33 g, so daß sie in etwas über 5 Tagen ihr Körpergewicht um das Fünfzehnhundertfache vermehrt hat. Im Bienenstocke werden diese erstaunlichen Leistungen dadurch erreicht, daß den betreffenden Tieren die Arbeit des Verdauens abgenommen wird. (Es gilt dies zum Teil ja auch für die Larven der anderen Individuen des Stockes). Der „Futtersaft", mit dem sie gefüttert werden, dürfte annähernd als völlig verdaut zu betrachten sein[2]).

Ähnliches wird bei den Raupen durch große Gefräßigkeit der Tiere erreicht. O. Kellner[3]) und seine Schüler konnten denn auch für den Stoffansatz der Seidenraupen (Bombyx mori) folgende beachtenswerte Zahlen feststellen: Hier haben „die spinnreifen Raupen ihr Lebendgewicht fast um das 5400 fache, das Trockengewicht um das 4500 fache ihres ursprünglichen Gewichtes vermehrt". In der I. Periode (vom Ausschlüpfen bis zur ersten Häutung), die 175 Stunden dauert, fand auf 100 g Raupen eine Zunahme um 1043,5 g Lebendgewicht und auf 100 g Trockengewicht um 667,3 Trockengewicht statt; das macht eine stündliche Zunahme an Lebendgewicht von 5,96 g, an Trockengewicht von 3,81 g. In den anderen Perioden ist diese relative Zunahme natürlich geringer.

Untersucht man die einzelnen Substanzen, so ergibt sich, daß das Anwachsen an Lebendgewicht zum großen Teil auf Wasseransatz[4]) zurückzuführen ist. „Die festen Bestandteile, um welche die Raupe ihren Körper vermehrt, bestehen größtenteils aus Eiweiß, in dem letzten Entwicklungsstadium hingegen partizipieren auch die stickstofffreien Stoffe (Fett und Extraktstoffe) in ansehnlichem Umfange an dem Aufbau des Körpers" (S. 77).

Eine **Tabelle** (S. 638) mag diese Verhältnisse klarlegen.

Folgende Mineralstoffe kommen im wesentlichen zum Ansatz im Körper der Seidenraupe: Kalk, Magnesia, Phosphorsäure und Kieselsäure. Die 25,06 g, die hiervon in den beiden letzten Perioden bei 1000 Raupen zum Ansatz kommen, zeigen etwa folgende Verteilung: Kalk 10,85 g, Magnesia 6,93 g, Phosphorsäure 4,30 g, Kieselsäure 3,70 g, Kali nur 0,94 g[5]).

---

[1]) Dönhoff, Nördl. Bienenztg. 1859, S. 159; v. Berlepsch, Die Biene. Mannheim, J. Schneider, A. 2, 1869; Schönfeld, Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg u. Leipzig, Wätzel, 1897. Nach Straus wiegen 2000 Eier nur 0,1 gr.

[2]) Siehe hierzu J. Straus. Zeitschr. Biol. Bd. 56, 1911, S. 347. Er gibt z. B. folgende Zahlen: Ei der Arbeitsbiene 0,05 mg; eine Larve am 6. Tage (vor der Eindeckelung) 153,2 mg; oder an Trockengewicht: ein Ei (2. Tag) 0,02 mg, 1 Larve am 6. Tage 34,6 mg. Das gleiche für Drohnen: 1 Larve am 2. Tage 3,32 mg, am 6. Tage 211 mg, am 7. Tage (vor der Eindeckelung) 300—327 mg; oder an Trockengewicht: 1 Larve am 2. Tage 0,55 mg, am 7. Tage 76,3 mg. Was den Stoffansatz, auf die einzelnen Substanzen bezogen, anbelangt, so muß auf das Original verwiesen werden.

[3]) Kellner (etc.), Landw. Versuchsstation Bd. 30, 1884, S. 59.

[4]) Die Trockensubstanz, beim Auskriechen 24,06 %, sinkt in der vierten Periode auf 12,19 %, um vor dem Verpuppen wieder 19,66 % zu erreichen (Puppe 21,10 %, Schmetterling 28,23 % Trockensubstanz).

[5]) Vgl. hierzu auch Peligot, Eugène, C. R. Acad. Sc. Paris T. 33, 1851, p. 490, T. 34, 1852, p. 278; Ureeh, Arch. Sc. physique nat., Ann. 101 (=(4) T. 2), p. 622, Vanessa urticae. Das reiche Material der Kellnerschen Arbeit hat hier nur zu kleinem Teile Verwendung finden können, es muß auf das Original verwiesen werden.

b) Stoffaufbau. Über den Stoffaufbau im Insektenorganismus wissen wir sehr wenig. Schon über den Wiederaufbau der verdauten Stoffe konnten wir nur die Wahrscheinlichkeit andeuten, daß die Mitteldarmzellen des Mehlwurms aus Fettsäuren, Fett zu bereiten vermögen und daß der Nachweis des Aufbaues der Eiweißeinschlüsse in den Darmzellen, aus verfütterten Aminosäuren, nicht gelang [1]).

α) Die Bildung von Fett aus Zucker beobachtet Curt Schlüter [2]) im Mitteldarm von Periplaneta. Nach 8tägigem Hunger (der Mitteldarm ist dann fettfrei) werden die Tiere eine Nacht lang mit Zucker gefüttert. Es ist dann Fett in den Mitteldarmzellen nachzuweisen. Späterhin gelangt das Fett indirekt auch in andere Gewebe, z. B. in das Epithel des Kropfes. —

Über den Aufbau von Fett und Kohlehydraten aus Eiweiß, im Organismus von Fleischfliegenlarven sind wir durch Weinland unterrichtet.

Tabelle (zu S. 637).

Gewichtszunahme von 1000 Seidenraupen in Gramm in den einzelnen Perioden [3]).

nach Periode	Wassor	Trocken-substanz	Organisches	Roh-protein	Fett	N.-freies exkl. Fett	Minerale	Stickstoff
I	3,666	0,654	0,592	0,493 mit Chitin	0,056	0,049	0,062	0,0789
II	17,926	2,910	2,650	— ohne Chitin	0,327	0,015	0,261	0,351
III	77,22	11,26	10,168	8,137	1,539	—	1,085	1,338
IV	352,35	47,77	43,34	34,46	5,26	—	4,44	5,67
V	1395,30	374,16	353,53	213,25	64,04	58,86	20,62	35,15
Zusammensetzung der Tiere beim Ausschlüpfen aus dem Ei	0,316	0,098	0,092	0,047	0,016	0,002	0,006	0,0118

β) Bildung von Fett aus Eiweiß. „Aus meinen Versuchen," sagt Weinland [4]), „hat sich ergeben, daß die Larven von Calliphora aus eiweißartiger Substanz (Wittepepton, gefressenes Fleisch) . . . höhere, nicht flüchtige Fettsäure zu bilden vermögen. Diese Fettbildung läßt sich sowohl mit dem intakten Tier, als auch mit dem Brei der Larven (unter Zusatz von Pepton und Wasser) erhalten." Die gebildete Fettmenge ist um so größer, je weniger Fett im Gewebe vorhanden war [5]).

γ) Bildung von Kohlehydraten aus Eiweiß. Nach Weinland [6]) läßt sich im Puppenbrei von Calliphora unter Umständen eine Zunahme

[1]) Biedermann, Arch. ges. Physiol. Bd. 72, 1898, S. 105.
[2]) Schlüter, Curt, Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 13, 1912, S. 155.
[3]) Periode I—IV durch je eine Häutung, Periode V durch Spinnreife beendet.
[4]) Weinland, Ernst, Zeitschr. Biol. Bd. 51, 1908, S. 197. Siehe auch ibid. Bd. 52, 1909, S. 430, 441.
[5]) Vgl. auch E. Bogdanow, Journal f. Landwirtsch. 1908.
[6]) Weinland, Zeitschr. Biol. Bd. 49, 1907, S. 420, S. 466; (mit O. Krummacher) ibid. Bd. 52, 1909, S. 273, Bestätigung des Befundes, daß der „Zucker aus dem in Zersetzung gehenden Eiweiß gebildet wird, und nicht aus dem häufig gleichzeitig zerfallenden Fett".

des in ihm enthaltenen Zuckers um 100% nachweisen. Hierzu ist Sauerstoffgegenwart und Bewegung des Breies notwendig. Auch die Zuckerzunahme erfolgt dann am stärksten, wenn der Brei an sich wenig Zucker enthält; enthalten 20 g Brei 300 mg Zucker, so findet keine weitere Zuckerbildung statt. Die Quelle dieses Zuckers dürfte Eiweiß sein. Fettzersetzung ist keine Voraussetzung der Erscheinung. Der Prozeß findet auch in intakten Puppen statt [1]).

N. Die „Gallenfrage“.

Nur wenige ältere Autoren glaubten, irgendwelche Substanzen im Insektendarm oder seinen Anhängen gefunden zu haben, welche man in der Säugetierleber zu finden pflegt; nur wenige glaubten sich berechtigt, bei den Insekten von einer Leberfunktion zu sprechen [2]).

Unter den Autoren, die das Vorhandensein igrendwelcher spezifischer Gallenbestandteile in Abrede stellten, nenne ich Plateau und Frenzel. Plateau [3]), der Sirodots [2]) Angaben nachprüft, leugnet aufs entschiedenste die Anwesenheit von Cholesterin in den Mitteldarmdivertikeln und im Enddarm der Hydrophiliden. Auch bei Mai- und Nashornkäfer läßt sich diese Substanz nicht nachweisen, und Frenzel [4]) kommt zum Schluß: „Die Insekten besitzen weder eine Leber, noch ein gallenähnliches Exkret (l. c. Berlin. entom. Zeitschr. 1882, S. 312).

Neuerdings nun kommt Porta [5]) auf diese Fragen zurück und weist mit der etwas summarisch angewandten Pettenkoferschen Reaktion in allen uns bekannten Arten von Mitteldarmdivertikeln, bei vielerlei Insekten, „Gallensäuren“ nach.

Auch im Blute, das gewisse Insekten (z. B. Coccinella 7-punctata) aus gewissen Beingelenken zur Verteidigung austreten lassen, gelingt die Reaktion; daneben zeigt ihm das Hämatospektroskop von Hénocque die Absorptionsstreifen der Gallenfarbstoffe. Dieses Blut wird nun als, zur Verteidigung eigens abgeschiedenes Sekret der Cöka angesehen, das durch die Leibeshöhle zur Austrittstelle gelangt — und die Leberrolle der Cöka steht für Porta fest [6]).

Wenn wir auch nur demjenigen Autor das Recht entscheidender Kritik zugestehen, der die betreffende Frage nachgeprüft hat, so wird man

[1]) Auf die schönen Arbeiten Weinlands werden wir im Abschnitt „Stoffwechsel“ eingehender zu sprechen kommen.

[2]) Sirodot, S., Ann. Sc. nat. Zool. (4) T. 10, 1858, p. 141 (glaubte in Mitteldarmblindsäcken Cholesterin gefunden zu haben). Vgl. auch Bernhard, Claude, Ann. Sc. nat. Zool. (3) T. 19, 1853, p. 282 (der neben dem Darm, gleich E. Heckel (Journ. Anat. Physiol. Ann. 11, 1875, p. 553) an die Malpighischen Gefäße als Harn-Gallenorgan dachte).

[3]) Plateau, Mém. Acad. Belgique T. 41, 1875, Mém. 2. (Auch in den Malpighischen Gefäßen obiger Formen kein Cholesterin, Pettenkofers Reaktion negativ).

[4]) Frenzel, Arch. mikr. Anat. Bd. 26, 1885, S. 287; Berlin. entom. Zeitschr. Bd. 26, 1882, S. 267.

[5]) Porta, Anat. Anz. Bd. 22, 1902, S. 177 und S. 447, Bd. 24, 1903, S. 97.

[6]) Der Tatsache, daß die Pettenkofersche Reaktion nicht spezifisch ist, sondern auch durch Albuminoide (und vieles andere!) hervorgerufen wird, sucht Porta in seiner letzten Arbeit (Bd. 24) dadurch gerecht zu werden, daß er die Cöka von Periplaneta mit Essigsäure behandelt und dann noch positive Reaktion erhält, während Eierklar nach gleicher Behandlung hinreichend gefällt ist, um nun keine Reaktion mehr zu geben; das wäre vielleicht beachtenswert, wenn sich alle Eiweiße bezüglich ihrer Fällung gleich verhielten.

mir — denke ich — Recht geben, wenn ich vorderhand den Beweisen Portas keinen großen Wert beimesse.

Daß übrigens bei Insekten, welche sich ganz oder vorwiegend von chlorophyllhaltigem Pflanzengewebe ernähren, recht wohl Farbstoffe im Darm und andernorts gefunden werden können, die mit unseren Gallenfarbstoffen verwandt sind, das lehren die Untersuchungen der Gräfin M. v. Linden [1]). Freilich nicht um Abbaustoffe aus Substanzen, die als Bestandteile des Organismus Dienst getan haben, sondern um jenes Umwandlungsprodukt des gefressenen Chlorophylls, dem M. v. Linden ja eine Rolle in der Ernährung der Raupe zuerkennt, handelt es sich. Das Chlorophyll wird gelöst und als „Chlorophyllan" von den Darmzellen resorbiert, wo es „unter bestimmten Bedingungen in einen roten [2]) Farbstoff umgewandelt wird". Es ist dies der rote Farbstoff, den wir oben als möglichen Reservestoff (eine Farbkomponente an eine Eiweißkomponente gebunden) kennen lernten, und der sich auch in, von Vanessa urticae-Raupen angedauten Brennesselblattstücken entwickelt, wenn man diese 2 Jahre in Glyzeringelatine aufbewahrt.

Die genannte Farbkomponente erweist sich, als den Gallenfarbstoffen verwandt. Besonders wenn der Farbstoff in Chloroform aufgelöst wurde, gibt er eine schöne Reaktion nach Gmelin. Seinem Absorptionsspektrum nach, gehört der Farbstoff in die Nähe des Urobilins [3]) oder des Hydrobilirubins [4]). Dieser Vanessen-Farbstoff beschränkt sich nicht nur auf das verdauende System (Darmzellen, Puppendarm, erste Exkremente der Schmetterlinge), sondern er findet sich auch im Pigment des Schmetterlingflügels.

Bei der Verwandtschaft, die zwischen Chlorophyll und dem Blutfarbstoffe besteht, von welch letzterem wiederum das Bilirubin abzuleiten ist, bedeutet die von M. v. Linden aufgedeckte Beziehung zwischen Vanessarot und Bilirubin nichts Wunderbares: Zur Annahme einer Leberfunktion verpflichtet sie nicht.

---

[1]) v. Linden, Arch. ges. Physiol. Bd. 98, 1903, S. 1 (vgl. auch Poulton, E. B., Internat. Sc. Sér. 68, 1890 u. Biedermann; Villard, Jules, C. R. Soc. Biol. Paris T. 55, 1903, p. 1580; Przibram, Hans, Ann. Chem. Bd. 351, 1907, S. 44).

[2]) In den Zellen treten zuerst grünlichgelbe, gelbe und rotgelbe Körner oder Krystalle auf, erst später (vor der Verpuppung) wird der Farbstoff rot.

[3]) Ein im Säugetierharn vorkommender Farbstoff, den man vom Gallenfarbstoff „Bilirubin" herleitet.

[4]) Dem Bilirubin nahe verwandter Stoff.

Schluß.

Zusammenfassung und Vergleichung.

Wir wollen kurz einige wesentliche Punkte der im vorstehenden behandelten Materie herausgreifen und vergleichend durch die Reihe der Wirbellosen betrachten. Ohne erschöpfend sein zu wollen, begnügen wir uns hier damit, solche Erscheinungen zu besprechen, die einmal für das Gesamtgeschehen der Ernährung besonders wichtig sind, dann aber bei der Vergleichung interessante Beziehungen zwischen dem Verhalten bei den einzelnen Tiergruppen aufzudecken versprechen.

Wir müssen im folgenden die Tatsachen als bekannt voraussetzen und beschränken uns darauf, kurz auf sie hinzuweisen.

A. Die Nahrungsaufnahme.

1. Die drei Haupttypen der Nahrungsaufnahme.

Wir unterschieden bei den Protozoen Strudler, Schlinger und Sauger, je nach Art, wie die Tiere die Nahrung ihrem Körper einverleiben. Sehen wir von Parasiten und von solchen Formen ab, die etwa in Symbiose mit Algenzellen leben, so gilt diese Dreiteilung allgemein auch für die Metazoen. Freilich werden wir bei dieser Verallgemeinerung die Begriffe etwas weiter fassen müssen, als wir dies bei den Protozoen zu tun gezwungen waren.

a) Die Strudler oder Partikelfresser.

Wir konnten zunächst unterscheiden zwischen Tieren, die große Beuteobjekte angreifen und solchen, die sich mit kleinen Stoffpartikeln und Kleinlebewesen begnügen. Die Partikelfresser entziehen sich der Hauptschwierigkeit bei der Nahrungsaufnahme, einer Schwierigkeit, auf die wir sogleich eingehen (siehe Schlinger und Sauger). Für die zahlreichen Partikelfresser handelt es sich in erster Linie darum, jene Partikel in hinreichender Menge sich zu verschaffen. Sie tun das hauptsächlich dadurch, daß sie sich eine große Menge Wasser — um Wassertiere handelt es sich ja stets — „zustrudeln", sei es durch Wimper- oder Geißelschlag, sei es sonstwie durch Zirren.

Dabei dürfen wir nicht vergessen, daß es auch Partikelfresser gibt, die sich ihre Nahrung auf anderem Wege, als durch „Strudeln" verschaffen. Man denke an Rhizostoma, die durch Erweitern und Verengern des Magens einen Wasserstrom durch ihre Verdauungsorgane

treibt. Ferner nenne ich die Tiere, welche ihre Kleinbeute durch Netze fangen: Foraminiferen durch jene plasmatische Netze, die wir als Pseudopodien bezeichnen, die Dendrochiroten unter den Holothurien, durch ihre reich verzweigten Fangarme. Sie halten sie ruhig ausgestreckt, um sie von Zeit zu Zeit einzuziehen, offenbar die Kleinwelt ihrem Munde zuführend, die sich auf jenen Bäumchen mittlerweile festgesetzt hatte (Dohrn bei Cucumaria).

Strudler finden wir in allen Tierkreisen: Protozoen, Spongien (welch letztere durchaus Strudler sind). Unter den Anthozoen finden sich mancherlei Arten, die wohl nur neben der Aufnahme großer Nahrung durch Schlingen, sich auch kleine Partikel einstrudeln (z. B. Protantheen, Sagartia, Metridium). Zu den Würmern rechnen wir die Rädertierchen, die beiden interessanten Strudlergruppen: Brachiopoden und Tunicaten, dann aber auch die festsitzenden Borstenwürmer, in deren sog. Kieme (z. B. Spirographis) wir einen wimperbesetzten Strudelapparat kennen lernten. Als hierhin gehörige Echinodermen nannten wir die Haarsterne. Unter den Mollusken finden wir eine ganze strudelnde Klasse, die Muscheln; doch auch die Schnecken zählen Strudler zu den ihrigen: die Pteropoda thecosomata. Endlich haben wir zahlreiche niedere Krebse zu nennen, Copepoden, Cladoceren, Cirripedien, und als Wirbeltiere Amphioxus und Ammocoetes. Mancherlei Einrichtungen dienen dazu, dem Strudler die Beute in hinreichender Menge zuzuführen: Wimperapparate z. B. Wimperspiralen, die im Verhältnis zur Mundöffnung sehr groß sind. Man denke an Vorticella, wo durch die Wimperspirale der Stoffteilchengehalt eines möglichst großen Wasserbezirks dem kleinen Munde zugeführt wird. Ferner sei an die Fanggehäuse von Appendicularien (Oicopleura, Frittilaria) erinnert, die vielleicht die komplizierteste und zweckmäßigste Einrichtung darstellen, große Wassermengen ihres Partikelreichtums zu berauben.

Bei vielen Strudlern tritt Schleim in den Dienst des Beutefanges und sogar ihrer Verdauung. Schleim, der die einzelnen Teilchen der Nahrung miteinander zu Fetzen oder Fäden verklebt, deren sich das Tier leicht bemächtigt, die es leicht transportieren und verarbeiten kann[1]). Solchen Fangschleim lernten wir schon bei Protozoen, insbesondere bei den Choanoflagellaten kennen (Burck).

Bringt man ferner Nahrungspartikel auf die Körperoberfläche von Steinkorallen (Fungia, Favia), so scheiden diese Schleim aus: die nahrungbeladenen Schleimfetzen werden durch Wimperstrom dem geöffneten Munde zugeführt (Duerden). Ähnlich verhält sich der Prosobranchiat Vermetus, der mit der Schalenspitze festsitzt: Seine Fußdrüse scheidet einen Schleimschleier ab, der sich vor dem Munde ausbreitet und von Zeit zu Zeit mit den sich darin fangenden Kleinwesen verschluckt wird. Auch die mächtigen Spiralarme der Brachiopoden sondern Schleim ab; nicht anders die Terebellidenfühler[2]), in deren flimmernder Rinne nahrungsbeladene Schleimfäden zum Munde wandern dürften. Am wichtigsten aber wird der Schleim dann, wenn der ernährende Wasserstrom zu-

[1]) Hier wäre auch der Amöbe Moutons zu gedenken, die ihre Nahrung, Bac. coli, durch das Exkret ihrer kontraktilen Vakuole agglutiniert.

[2]) Ähnlich wie die Terebellidenfühler, dienen die Anhänge der Mundlappen bei den Nuculiden dazu, in flimmernder Rinne Schlamm mit Nahrung dem Munde zuzuführen. Von Schleim hörten wir bei diesen Tieren nichts, doch dürfte er auch bei ihnen die Nahrungsaufnahme unterstützen.

gleich der Atmung dient: Muscheln, Tunicaten und Amphioxus strudeln sich den Wasserstrom in den Kiemenraum. Das Kiemensieb läßt das Wasser hindurch und hält die ernährenden Partikel zurück, nicht nur durch die Enge der Maschen, sondern durch Schleim. Man denke auch an den Schleimring, den wir als Empfangsorgan im Wimperbogen der Tunicaten kennen lernten (auch Amphioxus). Die Schleimfäden wandern dann auf mehr oder weniger bestimmten Flimmerbahnen den Verdauungsorganen zu. Besonderer Schleim, oder vielleicht richtiger Gallerte schließt die Partikeln auch zuweilen bei der Verdauung ein: Die Phäodellen der tripyleen Radiolarien (Haecker) und der Krystallstiel nebst dem dreizackigen Pfeil bei den Muscheln: Es ist, als solle noch während des Verdauungsprozesses die Partikelmasse zusammengehalten werden, als eigne sich Gallerte insbesondere dazu, Fermentwirkung auf jene kleinen Körperchen zu übertragen. Der Schleim, der bei den Aktinien die Nahrungspartikel an den Mesenterialfilamenten fixiert, dürfte hingegen nur dazu dienen, jene Partikel in der unmittelbaren Nähe der Phagozyten zu halten.

b) Tiere, denen große Objekte zur Nahrung dienen (Schlinger).

α) Das Einschlingen ganzer Beuteobjekte. Viele Strudler sitzen zeitweise oder gänzlich fest. Sie begnügen sich mit bescheidener Lebensentfaltung, bescheidener Umwelt. Ihre Nahrung würde auch in der Regel nicht ausreichen, den Anforderungen zu genügen, die eine reichere Umwelt an sie stellt. Die Tiere, denen größere Objekte zur Nahrung dienen, werden in der Regel einen lebhafteren Stoffwechsel haben; aber sie werden auch eines solchen bedürfen, um sich die Nahrung, die meist aktiv aufgesucht oder erjagt werden muß, zu verschaffen. Das gilt zumal für die Räuber. Und nicht nur beim Erwerb, auch bei der Aufnahme großer Nahrungsobjekte sind Schwierigkeiten zu überwinden, die für die Strudler nicht in Frage kommen: Ein Infusor soll das andere verzehren, beide von gleicher Konsistenz. Werkzeuge, die Beute zu zerkleinern, fehlen dem Räuber vollkommen. Da finden wir als primitivstes Mittel große Beute, die nicht zerkleinert werden kann, aufzunehmen: sie ganz zu verschlucken. Wir sahen das bei den echten Schlingern unter den Infusorien: Coleps hirtus „stülpte" sich über seine Beute, und legte dabei eine erstaunliche Erweiterungsfähigkeit seines Mundes an den Tag. Typische Schlinger sind ferner die Cölenteraten. Selbst Tiere wie Fische fallen ihnen zum Opfer und wenn sie Tiere von solcher Größe nicht ganz in ihrem „Magen" unterbringen können, so schlucken sie sie ein, soweit das geht, der Rest ragt aus des Räubers Mund hervor (z. B. Cordylophora lacustris n. Pauly). Auch manche Seesterne schlingen ganze Muscheln ein (Astropectiniden), nicht anders unter Schnecken die Bulliden (Tectibranchiaten). Auch an die Schlangen kann erinnert werden. Wir lernten mancherlei Mittel kennen, durch welche das Einschlingen abnorm großer Nahrungsobjekte ermöglicht wurde: Man erinnere sich des Nahrungsimports bei Amoeba verrucosa, ferner der Verschmelzung mehrerer Actinosphärien miteinander, um Bosminen (Cladoceren) aufnehmen zu können.

Aber im ganzen hat eben das Einschlingen ganzer Tiere etc. seine Grenze, über die hinaus z. B. eine Erweiterungsfähigkeit des Mundes nicht möglich ist; eine Erweiterungsfähigkeit, die sich überhaupt nicht mit jeder Organisation vereinigen läßt (Chitinpanzer der Arthropoden).

Wir werden, im Hinblick auf unser eigenes so zweckmäßiges Gebiß zuerst an einen Kauakt, ein Zerbeißen, Zerlegen der Beute in kleine Bissen denken. Allein dieses Zerbeißen scheint niederen Tieren im allgemeinen eine große Schwierigkeit zu bereiten.

β) Kauvorrichtungen. Wir lernten zahlreiche Vorrichtungen kennen, denen man den Namen Kauapparat beizulegen pflegt. Wir fanden aber, daß ihr Vermögen, die Nahrung zu zerkleinern, in vielen Fällen nicht hinreicht, um eine Aufnahme großer Beuteobjekte unmittelbar zu ermöglichen: Häufig ist ein Zerkauen der Beute gar nicht die Aufgabe jener Vorrichtungen.

Wir wollen zuerst den mächtigen Kauapparat der Seeigel, die „Laterne des Aristoteles" erwähnen. Wir kennen Beispiele dafür, daß Seeigel andere Tiere verzehren: Toxopneustes brevispinosus bewältigt Krebse von der Größe einer Squilla mantis. Wie er es tut, wissen wir nicht, sicherlich aber doch mit Hilfe des Kauapparates. Auch kann diese komplizierte Einrichtung dazu dienen, Krusten von Kalkalgen (Lithothamnium polymorphum), ja Schalen toter Muscheln anzubohren (Echinus lividus). Allein es scheinen das alles mehr die Ausnahmen zu sein; vielmehr ist allgemeiner die „Laterne des Aristoteles" eine Vorrichtung, um Algenrasen von einer Unterlage abzuweiden.

Die Kiefer, die wir bei Polychäten kennen lernten, sind keine Kauvorrichtungen, sie dienen dem Beutefang. Das gleiche gilt für die Mandibeln vieler Arthropoden, von deren beschränktem Kauvermögen wir uns überzeugten. Solange die Substanz, die gekaut werden soll, hart ist, leisten diese Mandibeln Bewundernswertes. Holz, ja Metall kann zernagt werden (Isopoden: Limnoria lignorum, dann die uns bekannten im oder von Holz lebenden Insekten: Termiten u. a.; von Sirex juvencus und Sirex gigas berichtet Stähli [1]), daß sie Bleiplatten von 4 mm Dicke durchnagen etc.) Viel schwieriger wird die Aufgabe für die Chitinkauwerkzeuge, wenn das Nahrungsmaterial zäh ist. Während Kiefernnadeln den Mandibeln der Raupen (Kiefernspinner etc.) scheinbar keinen unüberwindlichen Widerstand entgegensetzen, sind wohl die meisten blattfressenden Raupen nicht imstande, die Blätter zu zerschneiden [2]). Wir lernten bei der Seidenraupe eine ziemlich komplizierte Vorrichtung kennen, durch welche Bissen Stück für Stück vom Blatt abgerissen werden. Während Pterostichus niger weiches Rindfleisch zu zerbeißen vermag, ist Carabus hierzu außerstande, und muß sich auf andere Weise helfen. Der Flußkrebs bearbeitet das gereichte Fleisch zwar sehr energisch mit den Kiefern, aber nicht um Bissen zu formen, sondern um aus dem Fleischklumpen ein langes fadenförmiges Gebilde zu quetschen, das den Ösophagus mit Leichtigkeit durchsetzt. Der Hummer soll nach Herrick Fleisch auch zerbeißen können.

Wenn es somit auch Tiere genug gibt, deren Kauwerkzeuge die Beute in hinreichend kleine Bissen zu zerlegen imstande sind, so entnimmt man doch vorstehender Übersicht, daß für die Gesamtheit der Tiere dieses Zerlegen kein leicht zu lösendes Problem ist, und wir wundern uns also nicht, zahlreiche Mittel zu finden, durch welche diese Aufgabe auf anderem Wege bewältigt wird, als durch Kauapparate:

γ) Der Pharynx bei Schlingern. Eines der verbreitetsten Organe der Nahrungsaufnahme ist der Pharynx, auf den wir noch bei

[1]) Stähli, G., Kosmos 1911, S. 262.
[2]) Im Gegensatz etwa zu den Blattschneideameisen.

den Saugern zu sprechen kommen. In seiner einfachsten Form (rhabdocöle Turbellarien) unterstützt das Organ den Schlingakt durch seine Erweiterungsfähigkeit. Bei manchen Arten dient er auch zum Zerkleinern der Nahrung: Höhere Turbellarien (Tricladen), die z. B. von größeren toten Fischen leben, reißen durch die abnorm starke Saugwirkung des Pharynx Fleischstücke von solchen Fischleichen ab. Der Regenwurm vermag halbwelke Blätter, nachdem er sie mit einem, wohl dem Mitteldarme entstammenden Saft befeuchtet hat, durch Absaugen des Parenchyms zu skelettieren, offenbar sich ausschließlich seines Pharynx hierzu bedienend.

δ) Die Molluskenradula. Statt eines Kauapparates finden wir bei Schnecken und Tintenfischen die Radula, eine Raspel, die mit viel geringerer Mühe Blätter zerlegt, Muschelschalen anbohrt etc. als Kiefer es tun könnten. (Die Schneckenkiefer haben ja mit Kaufunktion meist nichts zu schaffen, sie halten das zu raspelnde Objekt nur fest.)

ε) Außenverdauung. Eine der verbreitetsten Arten, der Schwierigkeit der Nahrungszerkleinerung zu begegnen, ist die „Außenverdauung"; d. h. das Fleisch der Beute wird nicht durch mechanische Mittel, sondern mit Hilfe eiweißverdauender Fermente schon vor ihrer Aufnahme, soweit nötig, gelöst. Daß diese Methode schon bei Protozoen Anwendung findet, hörten wir (Colpodella pugnax, Vampyrella spirogyrae und Vampyrella pendula eröffnen Algenfäden offenbar durch fermentative Lösung der Cellulosemembran und bemächtigen sich des Inhaltes).

Im einfachsten Falle dient der nach außen abgegebene Saft nur dazu, die Arbeit der, zum Zerschneiden unfähigen Freßwerkzeuge zu erleichtern. So bei Carabus, der das Fleisch, das zu fressen er sich anschickt, mit Mitteldarmsaft bespeit und es dann mit den Mandibeln bearbeitet, welche nunmehr das halbverdaute Fleisch in eine Art Brei zerkneten. Ähnliches gilt für die Spinnen und vielleicht für die Larven der Fleischfliege [1]). Ganz eigenartig fanden wir die Einrichtungen zur Außenverdauung, die Seesterne solchen Beutetieren gegenüber zur Anwendung bringen, die zu verschlucken sie nicht imstande sind: Sie stülpen ihren Magen nach außen und hüllen mit dem weichhäutigen Organe Muscheln oder Fische ein; letztere auch wohl nur teilweise, falls sie zu groß sind, um ganz eingehüllt zu werden. Oder aber sie treiben durch den Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit Teile der Magenwand derart blasenförmig vor, daß sie die entstandenen Blasen tief in die Schalen von Mollusken einzuführen imstande sind. Auch hier erfolgt dann die Verdauung durch die Magensekrete außerhalb des (eigentlichen) Körpers des Seesterns.

Wir kommen zu einer Nutzanwendung der Außenverdauung, die mit der Unzulänglichkeit der Kauvorrichtungen nicht eigentlich zu tun hat: Es handelt sich darum, dem Räuber Fleischteile zugänglich zu machen, die durch harte Schalen (z. B. Muschelschalen, Krebspanzerteile), selbst den vortrefflichen Zerkleinerungsapparaten der Mollusken unzugänglich sind: Sycotypus canaliculatus, aber auch viele andere Prosobranchier bohren kleine Löcher in Muschelschalen und vermögen durch diese, sich des Muschelfleisches zu bemächtigen. Hat ein Octopus

[1]) In diesem Zusammenhang sei noehmals an Ankylostoma duodenale erinnert, dessen Ösophagusdrüsen naeh Looss möglieherweise Sekrete liefern, welehe dureh lösende Eigensehaften die eigenartige Ernährung dieses Parasiten unterstützen (Lösung der Kittsubstanz des Wirtsgewebes, dureh das Sekret der dorsalen Drüse, und des Wirtsgewebes selbst, dureh das Sekret der subventralen Drüsen).

eine Krabbe verzehrt, so findet man auch die, an sich unverletzten Beine des Krusters ihres Fleisches beraubt: Sycotypus sowohl als Octopus verfügen über eiweißlösenden Speichel; die Annahme, daß sie mit diesem das Beutefleisch in der eigenen Schale verdauen, das Gelöste durch die kleine, in die Schale gebohrte (Sycotypus) Öffnung einsaugen, erscheint begründet.

Ganz besonders eignen sich die Freßwerkzeuge mancher Insektenlarven dazu, das durch ausgespieenen Mitteldarmsaft gelöste Fleisch aus der Haut der Beute selbst zu saugen: Dytiscus, Myrmeleon, Lampyris. Die Larven haben statt der Mandibeln eine Zange, deren Glieder von einem an der Spitze mündenden Kanal durchbohrt sind. Der Kanal steht mit dem Darmtrakt in Verbindung und vermittelt sowohl den Übertritt des Ferments in das Innere des erjagten Tieres, als das Einsaugen des gelösten Fleisches. Viele Tiere mit Außenverdauung töten ihre Beute zunächst durch ein Gift, das sie zugleich mit dem Ferment einbringen: Seesterne, Spinnen, Cephalopoden, Insektenlarven (Dytiscus, Lampyris) [1]).

c) Die Sauger.

Die Tiere, die sich der Außenverdauung bedienen, gehören, streng genommen, obwohl ihnen große Beute in ihrer Gesamtheit zur Nahrung dient, zu den saugenden Tieren [2]). Die meisten echten Sauger nehmen an sich flüssige Stoffe auf, in der Regel Körpersäfte von Tieren und Pflanzen.

Erstmals begegnen wir dieser Form der Nahrungsaufnahme bei den Suctorien oder Sauginfusorien, deren Saugröhrchen sich an die Beute, andere Protozoen, anlegen. Man sieht dann das Endoplasma der gefangenen Tiere durch die Saugröhre in das Innere des Suctors fließen. Bei Asellicola beschrieben wir nach Plate eigenartige Pumpbewegungen der Röhren; sonst ist über die Mechanik des Übertrittes des Beuteplasmas nichts bekannt. Bei Saugern höherer Tierkreise lernten wir eine ganze Reihe von Saugvorrichtungen kennen. Zunächst die eigentlichen Saugröhren oder Rüssel: Meist aus einer Röhre oder Scheide bestehend, in welcher sich die Stilette oder Stechborsten bewegen können. Sie verursachen den Stich, durch den gesogen wird. Erstaunlich ist oft die Leistung solcher feiner Borsten, die bei Mücken und Stechfliegen durch die feste Säugetierhaut, bei Pflanzläusen durch Pflanzengewebe bis zu den Gefäßbündeln hindurchdringen können. Um dies zu ermöglichen, pflegen die Stilette in einer festen Führung zu laufen, die seitliches Ausweichen (Umbiegen) unmöglich macht. So dienen bei Pflanzenläusen die Oberkiefer dem stechenden Maxillenpaar zur Führung und dringen nicht mit ihnen in die Gefäßbündel; bei den Mücken hat die Unterlippe mit den Oliven (dem Führungsring) die gleiche Bedeutung. Solche dergestalt aus Mundwerkzeugen gebildete Saugrüssel sind für die Arthropoden charakteristisch (Copepoden, Milben, Insekten) [3]).

[1]) Auch für freilebende Milben wird von Thor Außenverdauung wahrscheinlich gemacht. Die wichtigsten Fälle von Außenverdauung erstmals zusammengestellt: Jordan, Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 85.

[2]) Auch die Stubenfliege ist in diesem Zusammenhange zu erwähnen, die Gelöstes saugt, oder aber — soweit sie dazu imstande ist — durch Speichel Nahrungskörper auflöst und dann einsaugt.

[3]) Auch an die „leckenden", vornehmlich aber doch auch saugenden Mundwerkzeuge, z. B. der Bienen, mit ihrer komplizierten Funktion sei hier erinnert. Bei dem blutsaugenden Borstenwurm Ichthyotomus sanguinarius lernten wir ganz andersartige Einrichtungen kennen: scherenartige Stilette.

Als Saugpumpe wirkt allgemein jene so vielseitige und vielgestaltige muskulöse Differenzierung des Vorderdarms: der Pharynx. In seiner einfachsten Form ist der Saugpharynx ein tonnenförmiges Gebilde, das sich erweitern und verengern kann, sowie oft vorstoß- und rückziehbar ist. Wir lernten bei Saugwürmern und Blutegeln aus diesen Bewegungen die Saugwirkung verstehen. (Siehe auch Nematoden.) Vollkommener scheinen diejenigen Saugvorrichtungen zu sein, bei denen das Lumen nicht kreisförmig ist. Im einfachsten Falle hat das Lumen dann Halbmondform. Die konvexe Wand des Halbmondes ist fest, die konkave dünn, nachgiebig und an sie setzt sich außen eine mächtige Muskulatur senkrecht an, die an der Außenwand des Körpers befestigt zu sein pflegt. Im geschlossenen Zustande liegt die konkave Wand auf der konvexen. Die konkave Wand kann aber durch ihre Muskeln so sehr nach außen gezogen werden, daß ein fast kreisrundes Lumen entsteht, wodurch eine kräftige Saugwirkung ausgeübt wird. Solche Vorrichtungen fanden wir bei Musciden, so im sog. Fulcrum, im Kopfkegel von Musca, ferner bei der parasitären Larve von Thixion halidayanum, der Larve von Lampyris und der Milbe Trombidium fuliginosum. Hier sind dann die Öffnungsmuskeln (im Sagittalschnitt) fächerförmig hintereinander angeordnet und peristaltische Verkürzungswellen, von Erschlaffungswellen gefolgt, laufen von vorn nach hinten über diese Fächer, Pumpwirkung erzeugend (Thixionlarven). Solche halbmondförmige Strecken des Lumens dienen übrigens auch gelegentlich als Verschlußapparate, so an den Mündungen der Stinkdrüsen bei den Diplopoden (Tausendfüßer).

Bei Mücken, Zecken und Spinnen ist die Saugvorrichtung komplizierter, aber im Prinzip der der Musciden nicht unähnlich. Statt einer Wand, die in der Ruhe konkav in das Innere des Pharynx vorspringt, durch radiäre Muskeln aber zur Vorwölbung nach außen gebracht werden kann, haben wie hier mehrere solcher Wände.

2. Speicheldrüsen.

Wesentliche Hilfe bei der Nahrungsaufnahme, zum Teil aber auch bei der Verdauung, leisten den Wirbellosen, so gut wie den Wirbeltieren, sog. Speicheldrüsen. Speicheldrüsen sind, vergleichend physiologisch definiert, Drüsen, die in der Nähe des Mundes, sei es nach außen, sei es in den Vorderdarm münden und deren Sekret irgendwelche Bedeutung für die Ernährung hat. Oft handelt es sich um drüsige Abkömmlinge des Vorderdarms selbst; in vielen Fällen haben die Drüsen aber mit dem Darmtrakte keinerlei genetische Beziehungen (z. B. Spinnen).

Mit Bestimmtheit wissen wir von eigentlichen Speicheldrüsen erst bei relativ hochorganisierten Tieren, wie Hirudineen, Mollusken, Arthropoden. Bei Würmern sind wohl Kopf- oder Vorderdarmdrüsen beschrieben worden, ihre Funktion ist aber noch so wenig erforscht, daß wir sie nicht in den Bereich unserer Betrachtungen ziehen können: Bei gewissen Polychäten (Glyceriden) lernten wir solche Drüsen als mutmaßliche Giftdrüsen kennen. Bei Turbellarien fand man einzellige Drüsen, die in den Pharynx münden; man glaubt es mit den Bildnern einer Protease zu tun zu haben, berufen die Beute schon innerhalb des Pharynx zu lösen (Lang, Polycladen). Wir hörten auch, daß Wilhelmi (Tricladen) sich dieser Meinung nicht anschloß, daß er die Drüsen denjenigen homologisierte, die im Gesamtgebiete des Integuments ausgebildet sind und daß er glaubte, das Sekret der Drüsen erhöhe beim Saugen die Adhäsion der Pharynx-

ränder[1]). (Bezüglich der Speicheldrüsen von Ankylostoma, siehe S. 645, Fußnote 1 und S. 649.)

a) Speicheldrüsen, deren Sekret vornehmlich auf Kohlehydrate wirkt.

Speicheldrüsen, die ihrer Funktion nach in vieler Beziehung an die Speicheldrüsen der Säugetiere erinnern, fanden wir zuerst bei Lungen- (und anderen) Schnecken. Ihr Sekret enthält ein Mucin, berufen die Bissen schlüpfrig zu machen, ferner eine Reihe von Fermenten, deren Wirkung sich auf verschiedene Kohlehydrate erstreckt: Amylase, Invertase, Cytase, Xylanase; auch wirkt der Speichel auf Glykoside. Protease und Lipase wurden hingegen vermißt.

Ziemlich verbreitet scheinen auch bei Arthropoden Speicheldrüsen zu sein, deren Sekret hauptsächlich Amylase enthält: So bei Isopoden (Ligia oceanica nach Huet), bei Orthopteren, Bienen und noch bei manchen anderen Insekten, zumal Hemipteren, (Ranatra, Nepa, Aphrophora). Auch Schleim soll sich neben der Amylase zuweilen finden (Gryllus, Gryllotalpa, nach Sirodot). Bei Bienen soll das sog. System III der Speicheldrüsen, Invertase und vielleicht auch (wennschon in geringeren Mengen), Amylase abscheiden. Manche Autoren glauben, daß das Sekret dieser Drüsen auch die, zur Konservierung des Honigs dienende Ameisensäure liefert. Die genannten Speicheldrüsen scheinen ihre Wirkung ganz auf Kohlehydrate zu beschränken. Jedenfalls hörten wir nichts über das Vorkommen einer Protease in ihrem Sekret.

Während nun viele Tiere keinerlei Speicheldrüsen besitzen (abgesehen von den niederen Kreisen: wohl alle eigentlichen Partikelfresser, z. B. die Muscheln, ferner manche Käfer, wie Carabiden, Dytisciden) und sie bei anderen keine nennenswerte Rolle zu spielen scheinen (Krebse), kennen wir zahlreiche Formen, deren wohlausgebildete Speicheldrüsen ganz andere Funktionen haben als die soeben für Pulmonaten, Orthopteren etc. angedeuteten.

b) Speicheldrüsen, die eine Protease absondern.

In einer Reihe von Fällen produzieren die Drüsen Protease, wobei diese wahrscheinlich bei der „Außenverdauung" durch fleischfressende Tiere Verwendung findet. Die Besitzer solcher Speicheldrüsen nannten wir schon teilweise, als wir uns mit Außenverdauung beschäftigten: Gewisse Vorderkiemer (Sycotypus canaliculatus, auch Fulgur carica, gefährliche Austernfeinde); ferner Cephalopoden, deren hintere Speicheldrüsen eine starke Protease absondern, während Amylase und Lipase fehlen (Octopus macropus. Bei Octopus vulgaris und Eledone produziert die Drüse auch Schleim und bei Sepia ist das Sekret gleichfalls viskös. Leider sind wir über die Bedeutung der vorderen Speicheldrüsen oder gar der „Submandibulardrüse" (bei Sepia) gar nicht aufgeklärt). Endlich sind hier zu nennen die Spinnen, deren Unterkieferdrüsen, und Calliphoralarven, deren Speicheldrüsen Protease abscheiden. Die Annahme Weismanns, daß die Corethralarve bei ihrer eigentümlichen Verdauung im Pharynx sich

[1]) Der Meinung Willem und Minnes, daß Pharynx- und Ösophagusextrakt beim Regenwurm eine Protease (aber keine Amylase) enthalte, widerspreehen Frederieqs Befunde, und wir hatten aueh sonst noeh Argumente dafür, jene Meinung nieht als einwandfrei feststehend zu betraehten.

ihres Speichels bediene, ist lediglich als Hypothese anzusehen: Die Verdauung außerhalb des Körpers, geschweige im Vorderdarm setzt keinerlei eiweißlösenden Speichel voraus: sie vollzieht sich bei Carabus, Dytiscuslarven etc. schon deswegen mit Sicherheit durch Mitteldarmsaft, weil diese Tiere gar keine Speicheldrüsen besitzen [1]).

c) Speicheldrüsen, die freie Säure absondern. Die Speicheldrüse der Raupe von Cossus ligniperda.

Auch noch auf andere Weise kann das Sekret der Speicheldrüsen die Nahrungsaufnahme unterstützen, indem es nicht so sehr die Nahrung selbst, als die sie schützenden Hartgebilde der Beute zu lösen hilft: Die freie Säure, die viele Schnecken abscheiden, ist hier zuerst zu nennen. Wir lernten freie Schwefelsäure (neben Salzsäure) in beträchtlichen Mengen (2,7—3,4 %) im Speichel von Dolium galea, ferner die gleiche Art Säure bei Pleurobranchaea kennen; Asparaginsäure z. B. bei Tritonium: Alle diese Speichel beteiligen sich an der eigentlichen Verdauung gar nicht, sie dienen sicherlich als Angriffswaffe gegen die Kalkskelette von Muscheln und Echinodermen. In ähnlicher Weise hat man geglaubt, diene das eigenartige, ölige Sekret der Munddrüsen der Raupe von Cossus ligniperda dazu, das Holz, welches diese Raupe benagt, zu erweichen, eine Annahme, welche freilich experimentell nicht bestätigt werden konnte. Das Sekret verdaute weder Stärke noch Holz. Möglich, daß seine, an ätherisches Öl erinnernde Konsistenz das Holznagen mechanisch erleichtert.

d) Speicheldrüsen, deren Sekret das Blut von Wirbeltieren ungerinnbar macht (Anticoagulin).

Wie bei den Säureschnecken der Speichel durch Erweichen harter Schalen, so macht bei den Parasiten, die Wirbeltierblut saugen, ein Drüsensekret durch Hintanhaltung der Blutgerinnung die Nahrung zugänglich. Das klassische Beispiel hierfür ist der Blutegel; die Wirkung seines Speichels oder des rein dargestellten wirksamen Prinzips, des „Hirudins" auf Säugetierblut läßt sich mit außerordentlicher Leichtigkeit demonstrieren. Ichthyotomus, der an Aalen Blut saugende Ringelwurm, besitzt verschiedenartige Drüsen, deren Sekret Blut ungerinnbar macht. Analoges Verhalten steht durch Sabbatani für Ixodes, die Zecke, fest, deren „Ixodin" wohl gleichfalls von den Speicheldrüsen gebildet wird [2]). Bei Ornithodoros aber entstammt das „Anticoagulin" den, in der Coxa des ersten Beinpaares gelegenen Drüsen (v. Künssberg). Und was bei diesen Formen feststeht, erschließt man bei anderen: Der Blutsauger würde ja ohne solch ein Hilfsmittel nicht viel Blut erlangen können. Das gilt zumal für die Kopfdrüse von Ankylostoma. Bei A. caninum glauben Loeb und Smith ein Anticoagulin gefunden zu haben.

Sehr eigenartig ist das Verhalten, das wir bei den Mücken kennen lernten. Sie können aus einer Stichwunde beträchtliche Blutmengen

[1]) Erinnern wir daran, daß das Sekret der Speicheldrüse System I bei den Bienen nach manchen Autoren das Eiweiß des Pollens, wenn dieser zu „Bienenbrot" gekaut wird, in „Pepton" verwandeln soll. Auch dem Speichel der Culiciden wird proteolytische Wirkung zugeschrieben. Der Speichel der Cirripedien soll die zu „Staub" zerkaute Nahrung zusammenballen (Gruvel).

[2]) Die Sekrete stimmen darin miteinander überein, daß sie die Wirkung des Fibrinfermentes im Blute vernichten.

ziehen, ohne daß Blutgerinnung sie hinderte, und Quaddelbildung erweist die reizende, das Blut nach der Stichstelle ziehende (kongestionierende) Wirkung des Stiches. (Siehe auch Brucks Versuch, der die lokale, blutgefäßerweiternde Wirkung des Giftes dartut.) Auch besitzen die Mücken Speicheldrüsen, die an der Spitze des Hypopharynx münden. Das Sekret gelangt also sicher in die gestochene Wunde; aber wir wissen nichts Bestimmtes von seiner Wirkung auf die Blutgerinnung, und Quaddeln erzeugt es, eingeimpft, sicher nicht (Schaudinn).

Für die in Frage stehenden Erscheinungen macht Schaudinn hingegen Sproßpilze oder ihre Enzyme verantwortlich, die er stets in den „Ösophagusreservoirs" (fälschlich „Saugmagen") findet. Sie erzeugen, in die Haut geimpft, Quaddeln. Die Kohlensäure, welche diese Pilze aus dem Blutzucker stets bilden, soll durch Lähmung der weißen Blutkörperchen die Blutgerinnung verzögern. Es wäre das eine einzigartige Symbiose!

e) Auch die an Pflanzen saugenden Blattläuse entleeren in die gestochene Wunde schon während des Stiches einen eigenartigen Speichel unbekannter Funktion. Möglich, daß er den, in die Gefäßbündel allein vordringenden Stiletten weitere Führung gewährt, oder, nach dem Stich, die Wunde in der Pflanze, um diese zu schonen, schließen soll, wir wissen es nicht.

f) Auf giftige Speichelsekrete sei nur ganz kurz hingewiesen. Wir erinnern an die unpaare Giftdrüse der Toxoglossen: durch eine Rinne oder einen Kanal leiten die, als Stachel dienenden Radulazähne das Gift in die Wunde, welche sie stachen. Ferner an die „Giftdrüsen", die Gravier bei Glyceriden beschreibt. Sie münden im Pharynx, in der Nähe der Stelle, wo die Kieferzangen befestigt sind. Daß die meisten Tiere mit Außenverdauung ihre Beute erst durch Gift lähmen oder töten, erwähnten wir schon. Bei Cephalopoden und Spinnen ist das Gift ja auch ein Sekret besonderer Drüsen (hintere Speicheldrüse von Octopus, Chelicerendrüse der Spinne), während es bei Seesternen und Insekten vielleicht im Mitteldarm abgeschieden wird.

Ähnlich wie bei Spinnen, dient bei Chilopoden eine, in einem Extremitätenpaar (Kieferfüße) gelagerte Drüse dazu, die Beute zu vergiften.

Andersgeartete Giftsekretionen ähnlichen Zweckes (man denke an die Nesselzellen der Cölenteraten, an die Skorpione, die Grabwespen etc.) sollen uns hier nicht beschäftigen.

g) Munddrüsen, die in keinerlei Beziehung zur Ernährung stehen, sind die Spinndrüsen der Lepidopterenraupen.

B. Verdauung im Vorderdarm: Kropf, Kaumägen. Die vereinigte Wirkung chemischer und mechanischer Lösungsmittel.

Die aufgenommene Nahrung, zerkleinert oder nicht, wird bei niedrig stehenden Tieren unmittelbar dem entodermalen Darmteil übergeben. Das gilt für Cölenteraten (Magenabschnitt), Echinodermen, niedere Würmer, aber auch für niedrig organisierte Arthropoden (z. B. Cladoceren etc.). Bei den höher organisierten Tieren pflegt der Vorderdarm mannigfache Erweiterungen zu bilden, die wir als „Kropf", „Magen", „Kaumagen" etc. kennen lernten. Wohl niemals handelt es sich hierbei um Organe, die mit dem Säugetiermagen die gleichen

Funktionen hätten: Stets mit starker Cuticula ausgekleidet, lassen die Vorderdarmerweiterungen der Wirbellosen Sekretion und Absorption durchaus vermissen [1]).

Nur die eine Funktion dürfte den ersten Erweiterungen des Verdauungskanals bei Wirbeltieren und Wirbellosen gemeinsam sein: dem eigentlichen Darm, hauptsächlich seiner vorherrschenden Rolle bei der Absorption wegen, den ersten, gröbsten Teil der Verdauung abzunehmen.

1. Die Funktion dieser Vorderdarmerweiterungen Wirbelloser ist im einfachsten Falle, die Nahrung zeitweise festzuhalten, so daß sie hier zum ersten Male mit dem, aus dem Mitteldarm stammenden Verdauungssaft vermengt wird. Das gilt für Schnecken und Insekten, vielleicht auch für den Kropf des Regenwurms [2]).

2. Die Kombination der Wirkung des Kaumagens und des Mitteldarmsaftes. In sehr vielen Fällen übernimmt der Kropf noch andere Funktionen, oder aber es bilden sich andere Vorderdarmerweiterungen neben dem Kropfe aus, die mit anderen Funktionen ausgestattet sind. Als wichtigste dieser Leistungen nennen wir die weitere mechanische Verarbeitung der Nahrung. („Kau- oder Muskelmägen"). Wenn man aber etwa beim Flußkrebs von einem „Kaumagen" spricht, so darf man sich durch den Namen nicht verleiten lassen, an eine Kaufunktion zu denken, vergleichbar derjenigen unseres Gebisses! Es genügt, die immerhin dünnen, verkalkten Chitinspangen zu kennen, sowie das, zur Übertragung bedeutender Muskelkraft auf die Zähne wenig geeignete Hebelsystem: Die Bewegung der Zähne von außen nach innen, sowie von oben nach unten bedient sich ja nur je einer Komponente, der durch den Muskelzug hervorgebrachten Kraft. Was hier der Bewegungsapparat, das lehrt andernorts das Fehlen eigentlicher Zähne in den „Kaumägen". Einfache starke Cuticula fanden wir im Pharynx der Aphroditiden, den Darboux als Kaumagen anspricht, sowie im Muskelmagen des Regenwurms, der allerdings stets Steine enthält. Oder aber es handelt sich um mehr oder weniger stumpfe und kaum je hinreichend harte Falten oder Verdickungen der Cuticula. So bei Octopus um Längsfalten, bei Insekten um jene Falten oder „Zahn"-Systeme, die wir im Kaumagen kennen lernten, bei Aplysia aber um eigenartige, teils dicke, stumpfe (erster Kaumagen), teils schmale, spitze (zweiter Kaumagen), hornartige Zähne. Über die Wirkungsintensität des Kaumagens bei Rädertierchen (soweit er zur Verarbeitung von Nahrung dient) wird man sich ein Urteil kaum bilden können. Charakteristisch für alle diese Organe ist, daß in ihnen die Nahrung nicht nur „gekaut", sondern mit dem verdauenden Saft verknetet wird [3]). Vergegenwärtigt man sich nun, daß die Fermente Wirbelloser,

[1]) Daß der Magen der Cephalopoden das Fett, das Enriques in seinen Zellen sah, wirklich selbst absorbiert, ist noch nicht bewiesen. Der Bau der Magenwand spricht eher gegen diese Annahme.

[2]) Abweichend verhalten sich die Muscheln, die mit allen anderen Kopfdarmdifferenzierungen der Mollusken, auch den Kropf vermissen lassen. Die erste Erweiterung ist hier der „Magen", in den die Mitteldarmdrüse mündet, der also schon zu den Mitteldarmgebilden zu rechnen ist. Der „Magen" sezerniert ja auch den dreizackigen Pfeil.

[3]) Man vergleiche die Leistung dieser Kaumägen mit der mechanischen Funktion des Antrum pylori im Säugetiermagen. Vielleicht läßt sich entsprechend, etwa der Kropf der Insekten (Carabiden, Orthopteren etc.) und der vordere Abschnitt des Kaumagens bei Malacostraken, mit dem Fundus des Säugetiermagens vergleichen: Alle diese Erweiterungen des Darmtraktes beherbergen die Nahrung eine Zeitlang, und drücken die Produkte erster, in ihnen stattfindender Verdauung in den Knetapparat.

zumal bei Temperaturen, die wesentlich unter 35—40° liegen, recht langsam wirken, so leuchtet es ein, daß die Verdauung meist geraume Zeit in Anspruch nehmen müßte, würde die Fermentwirkung nicht, wenigstens bei höher organisierten Tieren, mit größerem Stoffbedarf, durch die Walkwirkung der Kaumägen und analoger Einrichtungen unterstützt. Wir erkannten das in einem Fall, in dem analoges Geschehen, wie in Kaumägen, sich zwischen den Mandibeln eines Käfers unmittelbar beobachten läßt: Vergleicht man die Zeit, deren es bedarf, um ein Stück Fleisch, mit dem Mitteldarmsaft eines Carabus in eine Lösung zu verwandeln, mit derjenigen, in der Carabus das fermentierte Fleisch, es unablässig mit den Mandibeln quetschend, (größtenteils) zu einer klaren Flüssigkeit verdaut, so erkennt man die Bedeutung der Kombination chemischer und mechanischer Bearbeitung unmittelbar. Die Albumosenlösung, die sich — saftgemischt — im Kropfe befindet, wird dann aber noch weiterhin durch die Falten des Kaumagens bearbeitet: Also auch die Weiterverdauung schon gelöster Stoffe kann durch solche mechanische Einwirkung beschleunigt werden. Was für Carabus gilt, wird auch für die anderen Tiere nicht wesentlich anders sein, bei denen in einem Kaumagen oder in anderen Vorrichtungen, mechanische und chemische Mittel sich zur Lösung der Nahrung vereinigen:

Anhang: Die Kombination der Wirkung von Kauapparaten und von Speichel. Wichtiger als für Fleisch, scheint die Verknetung mit Ferment für kohlehydratreiche Pflanzennahrung zu sein. Für sie finden wir denn auch bei Tieren von einiger Organisationshöhe besondere Einrichtungen: Speicheldrüsen mit kohlehydratverdauenden Fermenten, die in der Nähe der eigentlichen Zerkleinerungswerkzeuge der Nahrung münden. So bei Pulmonaten, bei denen die Blätter, während sie geraspelt werden, sich mit dem Speichel mischen, ganz wie bei Wirbeltieren. Sie bedürfen denn auch keines Kaumagens, während die Aplysiden, die nur kleine, „fast atrophische" Speicheldrüsen besitzen, jenen doppelten Kaumagen aufweisen, ähnlich wie die Krebse, deren „Speicheldrüsen" bedeutungslos zu sein scheinen. Bei manchen Insekten (Periplaneta z. B.) aber finden wir sowohl Speicheldrüsen als „Kaumagen". Eiweißlösender Speichel scheint hingegen fast nur im Zusammenhang mit Außenverdauung vorzukommen. Nur bei Bienen soll der Speichel von System I dazu dienen, das Eiweiß des Pollens während des Kauaktes zu verdauen.

3. Andere Leistungen von Kaumagen und Kropf. Durch den Kaumagen der Bulliden (Tectibranchiaten) sollen die Schalen der ganz verschluckten Muscheln, nach Amaudrut, zertrümmert werden.

Dem Krebse (und Hummer) leistet der Kaumagen noch besondere Dienste. Die Tiere fressen häufig genug Nahrung, die reichlich Unverdauliches enthält, pflanzlichen oder tierischen Ursprungs, z. B. verfütterte Fischstücke. Mit Hilfe der chemisch-mechanischen Hilfsmittel, die sich im Magen vereinigt finden, wird alles Verdauliche sehr säuberlich von den Rückständen abgedaut (das beobachtet man auch an den Fischskelettstücken im Magen von Loligo vulgaris). Bei den Krebsen aber können solche grobe Verdauungsrückstände durch den Mund erbrochen werden, ähnlich, wie das bei dem „Gewölle" der Raubvögel z. B. der Fall ist. Ganz analog liegen die Dinge bei den Larven von Corethra plumicornis, wo die Nahrung in einem Raume des Vorderdarmes („Pha-

rynx") verdaut wird, dessen Chitinstacheln („Reuse") den Übertritt von Hartteilen in den Mitteldarm verhindern. Diese Hartteile werden dann, wie beim Krebs, erbrochen. (Gleiches bei Macrodytes nach Ramme und bei anderen Insekten.) Bei Cryptops (Myriapod) lernten wir eine ähnliche „Reuse" kennen, die auch ähnliches leistet: die Hartteile der Nahrung gelangen aus ihr, später als die verdaute Substanz in den Mitteldarm; ein Erbrechen findet nicht statt.

Wir lernten aber Vorderdarmerweiterungen noch in ganz anderer Bedeutung kennen: Als Speicherplatz für die aufgenommene Nahrung. Der „Magen" der Blutegel, der doch auch (physiologisch) als Kropf aufgefaßt werden kann (Verdauung findet offenbar nicht in ihm statt), speichert mit seinen Blindanhängen große Mengen Blut (6—7 mal so viel als das ganze Tier wiegt) sehr lange Zeit, in fast unverändertem Zustande. Noch nach 15 Monaten konnte man in dem fäulnisfreien Blute unveränderte Blutkörperchen nachweisen. Der Blutegel, dem nur selten die Gelegenheit einer Mahlzeit geboten sein dürfte, kann sich durch eine volle Blutaufnahme derart mit Nahrung versehen, daß er hinterher 2½ Jahre zu hungern imstande ist. Nur langsam, wohl nach Bedarf, treten kleine Blutmengen in den Darm, um daselbst verdaut zu werden.

In ähnlicher Weise dient der „soziale" Magen der in Staaten lebenden Hymenopteren zum Speichern von Nahrung. Tagelang bleibt, wie Forel nach Verfütterung gefärbten Zuckers fand, die Nahrung im Kropf der Ameisenarbeiterinnen. Wir wissen ja, daß diese Speicherung, und auch die anderen Leistungen des „Honigmagens" bei den Bienen, im Dienste gegenseitiger Fütterung, im Dienste des Staatswesens stehen. Die extremste Ausbildung des Kropfes als Nahrungsspeicher für die Nestgenossen fanden wir bei den Honigameisen (Myrmecocystus melliger var. hortus deorum), welche den Kropf einer Anzahl von Arbeiterinnen benutzen, wie die Bienen die Honigzellen ihrer Waben.

C. Die Fermente.

Im Kropf und Kaumagen, bei niederen Formen aber im entodermalen Darmabschnitt oder in der Zellvakuole, erfolgt die eigentliche Verdauung der Nahrung, deren vornehmstes Hilfsmittel bei allen Tieren die Fermente sind. Es ist nicht unsere Absicht, dasjenige hier zu wiederholen, was über die Fermente in der Einleitung und im speziellen Teile gesagt worden ist, oder nochmals aufzuzählen, was für Fermente bei den einzelnen Arten vorkommen. Nur einiges Vergleichende mag hier Platz finden.

1. Trypsinartige Proteasen als phylogenetisch älteste und wichtigste Fermente.

Wir dürfen heute wohl sagen: Das Urferment ist eine Protease, die sich der Hauptsache nach dem Trypsin der Wirbeltiere analog verhält. Damit wollen wir zweierlei andeuten: 1. Das Vorkommen fett- und kohlehydratspaltender Fermente bei manchen Protozoen ist zum mindesten zweifelhaft. 2. Am Anfang der Tierreihe, bei allen Wirbellosen, gibt es keine pepsinähnliche Protease.

1. Was zunächst das Vorkommen von Fermenten für stickstofffreie Nahrung bei den niedrigsten Tieren betrifft,

so leugnete Greenwood das Vorhandensein einer Amylase bei Actinosphärium und Amoeba proteus vollkommen. Um Stärkekörner werde gar keine Vakuole gebildet. Und Meißner fand, daß Stärke von Amoeba princeps, Amoeba radiosa und Pelomyxa palustris innerhalb 8 Tagen nicht verdaut wurde. Auch bei Infusorien waren Meißners Resultate zweifelhaft, wenn er auch die Korrodierung von Stärkekörnern und die Bildung von Erythrodextrin bei einigen Formen nachwies, insbesondere dann, wenn den Tieren (z. B. Climacostomum virens), außer Stärke, keinerlei Nahrung gereicht wurde. Auch andere Autoren überzeugten sich z. B. bei Paramäcium und Stylonychia von geringer Stärkeverdauung[1]). Mehr aber auch nicht. Es darf nun freilich nicht verschwiegen werden, daß Štolc bei Pelomyxa palustris und Amoeba proteus etwas glücklicher war mit dem Nachweis einer Amylase, zumal, wenn er die Versuche mit Weizenstärke anstellte. Immerhin aber ist die Rolle, die Amylase und somit die Ernährung mit Kohlehydraten bei Protozoen (besonders bei Sarcodinen) spielt, höchst unbedeutend, ja sehr zweifelhaft[2]).

Nicht anders liegen die Dinge bezüglich der Lipase: Meißner und Greenwood vermißten sie bei Amöben; bei Infusorien[3]) ist ihr Vorkommen zweifelhaft, und nur bei Actinosphärium fand Greenwood etwas Fettverdauung: Also auch phylogenetisch läßt sich die längst bekannte Vorherrschaft der Eiweißnahrung dartun.

Schon bei Spongien kommen neben Protease: Amylase, Invertase und Lipase vor. Und von da ab fehlen bei allen Tieren, die sich auf normale Weise ernähren, die drei Hauptfermentgruppen in der Regel nicht mehr; ja für recht verschiedenartige Kohlehydrate kommen Fermente vor.

2. Die Art der Protease bei den Wirbellosen. Vor nicht allzu langer Zeit war man überzeugt, bei einer ganzen Anzahl Wirbelloser pepsinartige Proteasen gefunden zu haben, ja von Gemischen „peptischer" und „tryptischer" Fermente (die sich bekanntlich gegenseitig zerstören) sprach man (Krukenberg, Bertkau im Saft der Abdominaldrüse der Spinnen, Bourquelot und andere im Lebersekret der Cephalopoden). In der Regel wurde der Fehler dadurch verursacht, daß man glaubte, jede Protease sei dem Pepsin vergleichbar, die bei „saurer Reaktion" (nämlich auf Lackmus) wirke. Darum wiesen wir schon in der Einleitung mit aller Schärfe darauf hin: Pepsin bedarf zu seiner Wirkung freier Säure. Gewiß reagieren viele Verdauungssäfte wirbelloser Tiere sauer auf Lackmus, aber freie Säure enthalten sie niemals. Ihre Proteasen sind auch keineswegs immer empfindlich gegen saure Reaktion, verlangen nicht durchweg freies Alkali (Trypsin ebensowenig). Aber es ist in keinem Fall bekannt geworden, daß eine Protease bei Wirbellosen freie Säure zur Wirkung beansprucht, daß sie sich im wesentlichen auf die Bildung von Albu-

[1]) Bei Vortieella und (weniger) bei Stentor fand aueh Meißner Stärkeverdauung. Naeh Sehäffer soll Stentor eoeruleus aber überhaupt Stärke als Nahrung nieht aufnehmen.

[2]) Möglieherweise vermögen aueh die Turbellarien keine Stärke zu verdauen (Dendrocoelum laeteum. Saint-Hilaire) und jedenfalls ist aueh bei den Cölenteraten das Verdauungsvermögen für Kohlehydrate gering, ja oft zweifelhaft.

[3]) Während das Vorkommen von Lipase dureh Nierenstein sehr wahrseheinlieh gemaeht wurde, muß es naeh der Arbeit von Staniewiez, der Nierenstein angreift, als sehr zweifelhaft betraehtet werden.

mosen und Peptonen beschränkt und daß sie zunächst Synthonin bildet. Stets vernichtete freie Säure die Wirkung unserer Proteasen; wo das Gegenteil behauptet worden war, ließ sich diese Behauptung leicht widerlegen. Immer, wenn nur richtig danach gesucht wurde, ließen sich Aminosäuren als Verdauungsprodukte nachweisen. Was die Behauptungen von Pepsin-Trypsingemischen betrifft, so mag hier genügen, daß kein Argument zu ihren Gunsten sich in der Literatur findet, das man gelten lassen könnte. Im übrigen wolle man im speziellen Teile über diese Dinge nachlesen.

Noch in neuerer Zeit haben Befunde bei manchen Protozoen wieder die Meinung veranlaßt, als folgte in den Vakuolen dieser Tiere tryptische Verdauung einer Periode peptischer Eiweißlösung, wie bei den Wirbeltieren (Metalnikoff, Paramäcium). Es steht durch Beobachtung mehrerer Forscher zweifellos fest, daß in den Verdauungsvakuolen vieler Protozoen zunächst stark saure Reaktion auftritt, die, wo man daraufhin untersucht hat, als durch freie (Mineral-) Säure verursacht sich erwies. Allein nach übereinstimmender Angabe aller Forscher (mit Ausnahme von Metalnikoff, der das nicht untersucht zu haben scheint und Khainsky) findet, solange Säure in den Vakuolen sich befindet, gar keine Verdauung statt! (Greenwood, Greenwood und Saunders, Nierenstein). Später verschwindet die Säure, macht alkalischer Reaktion Platz und nun erst setzt Eiweißverdauung ein, die durch ein tryptisches Ferment bewirkt wird.

Wir zählten mancherlei Gründe auf, die dafür sprechen, daß jene freie Säure dazu dient, Mikroorganismen, die als Nahrung oder sonstwie in die Vakuole gelangten, aber wohl auch andere Lebewesen abzutöten, oder ihre Abtötung zu beschleunigen. Mouton zeigte, um diese Meinung zu begründen, unter anderem, daß die Protease seiner Amöbe, lebenden Bakterien nichts anzuhaben vermag, während sie diese, abgetötet, verdaut. Hemmeter aber fand, daß Myxomyzeten nur dann Säure in ihre Vakuolen abscheiden, wenn sich Bakterien darin befinden. Es geht also der eigentlichen verdauenden Periode bei den Protozoen eine — sagen wir antiseptische — Periode voraus, die der Verdauungstätigkeit verloren geht. Bei Wirbeltieren ist es ja wohl ähnlich; nur geht hier die antiseptische Periode nicht verloren: Pepsin ist ein, an freie Säure angepaßtes Ferment; und wenn es auch nicht die Verdauung in vollem Umfang leisten kann, so verfügt das Wirbeltier über Erepsin, das die angefangene Arbeit des Pepsins vollendet: Bei Wirbellosen sind derart komplizierte, zweckmäßige Verhältnisse noch nicht ausgebildet [1]).

II. Das Fehlen einer Protease im Verdauungssaft der Pulmonaten (und Muscheln).

Bezüglich der Ausrüstung des verdauenden Saftes mit den drei Fermenthauptgruppen fanden wir eine sonderbare Ausnahme: Der Mitteldarmsaft der Pulmonaten enthält keine Protease. Daß eine solche in den Zellen der Mitteldarmdrüse als endozelluläres Ferment vorkommt, dürfte kaum zweifelhaft sein, denn Eiweiß wird auch von den

[1]) Jordan, Biol. Zentralbl. Bd. 27, 1907, S. 375. Es sei übrigens daran erinnert, daß bei Octopus und Eledone, Erepsin nachgewiesen wurde. Doch wissen wir auch bei diesen, so hochdifferenzierten Evertebraten nichts von einer „Einstellung" der Fermente aufeinander, wie sie für Säugetiere bekannt ist (z. B. eben Erepsin auf Pepsin).

Schnecken verdaut, offenbar also in den Zellen, nicht aber durch den, in den Darm abgesonderten Saft. Wahrscheinlich verhalten sich die Muscheln ebenso: Die Gallertfermente des Magens etc. (dreizackiger Pfeil und Krystallstiel) verdauen nur Stärke und Rohrzucker. Das Vorkommen einer extrazellulären Protease ist mindestens zweifelhaft.

D. Sekretion des verdauenden Saftes und Absorption.

I. Die physiologisch histologischen Vorgänge der Sekretion und Absorption.

1. Reine Verdauungsphagocytose.

Am Anfange der Tierreihe, bei den Protozoen, ist sowohl Sekretion der Fermente als Absorption naturgemäß ein zellulärer Akt, und zwar, ein und derselben, einzig vorhandenen Zelle. Nachdem die Vakuole mit der Nahrung gebildet, diese Nahrung zusammengeballt (aggregiert) und, soweit lebend, abgetötet worden ist, erscheinen um die Vakuole die Zymogengranula (insbesondere durch Provazek und Nierenstein bei Paramäcium und Colpidium gesehen). Das Ferment tritt in die Vakuole, löst, was zu lösen ist, und durch die Vakuolenmembran hindurch, wird das Gelöste absorbiert, das nun in das Innere des lebenden Plasmas gelangt.

Die niedrigsten Metazoen, die Spongien, könnte man, ohne sonderlichen Fehler, als eigenartig organisierte Protozoenkolonien betrachten. Jedenfalls verhalten sich die Zellen solch eines Schwammes eher wie Protozoenindividuen, als wie Metazoenzellen. Das gilt zumal für die ernährenden Elemente: Die Partikel, die der Flüssigkeitsstrom im Schwammkörper ihnen zuführt, werden von ihnen, wie durch Choanoflagellaten gefressen, und bei den Kalkschwämmen auch verdaut. Bei Kieselschwämmen geben die Freßzellen die aufgenommenen Partikel an die Mesenchymzellen weiter, die sie dann in gleicher Weise verdauen und weiter verarbeiten.

Die Cölenteraten charakterisieren sich schon durch den Besitz eines, die Einheitlichkeit der Leistungen bedingenden Nervensystems, als echte Metazoen. Trotzdem fressen auch hier noch die einzelnen Zellen des Entoderms aus dem Darminnern die ihnen zugänglichen Nahrungspartikel und verdauen sie intrazellulär. Überhaupt wird merkwürdig lang in der Tierreihe diese primitive Methode der Verdauung beibehalten. Sie herrscht nicht nur bei den Plattwürmern (Turbellarien und wohl auch Trematoden) vor, sondern wir begegnen ihr noch bei den Mollusken (Schnecken, Enriques, Brühel, und Muscheln, List), ja Andeutungen solcher Phagocytose finden sich noch bei den Milben (z. B. bei Trombidium fuliginosum und Rhyncholophus phalangioides findet Berlese Cryptogamensporen in den Darmzellen; bei Ixodes scheint das Blut in ähnlicher Weise durch Zellpseudopodien verdaut und aufgenommen zu werden, wie beim Leberegel).

2. Verdauungsphagocytose bei Tieren mit großer Beute.

Dieses Festhalten an phagocytärer Verdauung ist um so merkwürdiger, als eine solche sich doch eigentlich nur für eine Partikelnahrung zu eignen scheint. Im Einzelkampf ist die kleine Zelle denn doch nur

kleinen Gegnern gewachsen, was nicht viel besser wird, wenn die Pseudopodien einiger weniger Nachbarzellen miteinander zu Plasmodien verschmelzen (Cölenteraten, Turbellarien). Solch „kleine Gegner", also Nahrungspartikel, kommen nur für wenige der relativ hochorganisierten Wesen in Betracht, so für Muscheln. Schon die Cölenteraten nehmen, wie wir hörten, fast durchweg große Beuteobjekte auf: Fische und andere Tiere. Das gleiche gilt für die Strudelwürmer.

a) Verdauendes Syncytium. Wie hilft sich der Organismus? Die eigenartigste Einrichtung, mit endoplasmatischer Verdauung auch größere Beuteorganismen zu bewältigen, fanden wir bei den acölen Turbellarien, bei denen die verdauenden Zellen zu einer einzigen großen Plasmamasse, dem Syncytium zusammengeschmolzen sind. In sie, gleichsam wie in eine einzige riesige Amöbe, gelangt die Nahrung: es bildet sich eine Vakuole und die Verdauung setzt ein. Hiermit stehen die Acölen freilich vereinzelt da. Bei den anderen Tieren mit „Verdauungsphagocytose" lernten wir eine andere Anpassung an die Notwendigkeit kennen, große Beute zu bewältigen.

b) Vorverdauung im Darmraume. α) Bei Cölenteraten und höheren Turbellarien (die einen Darm besitzen). Neben den Phagocyten fanden wir, in nicht eben großer Zahl, Drüsenzellen. Man kann sich vorstellen, daß es ursprünglich auch Phagocyten waren, die von ihren Leistungen, Nahrungsteilchen sich einzuverleiben und einen verdauenden Saft abzusondern, nur die letztere beibehalten haben, und daß sie den verdauenden Saft nunmehr in den Darmraum ergießen. Hier wird die geringe Saftmenge die Beuteobjekte zwar nicht eigentlich verdauen, sie aber in einen Haufen kleiner Teile „einschmelzen", die dann ohne weiteres von den Phagocyten gefressen werden können. Bei den Actinien fanden wir, wurden diese Partikelhaufen, die mit bloßem Auge noch ein intaktes Fischstück hätten vortäuschen können, durch Schleim an der Magenwand („Mesenterialfilamente") festgeklebt, dergestalt, daß sie in den Bereich der Freßzellen kommen mußten. Ich habe diese Dinge für die Actinien klargelegt; aber es unterliegt nach den vorliegenden Beobachtungen keinem Zweifel, daß auch bei den Strudelwürmern die nämlichen Verhältnisse vorliegen[1]). Stets findet man neben den, der Zahl nach überwiegenden Phagocyten, Drüsenzellen: So bei Actinien insbesondere auf den Drüsenstreifen der Mesenterialwülste. Bei den Tricladen (als Beispiel für die Strudelwürmer) beschreibt Wilhelmi solche Drüsenzellen, und zwar vornehmlich im vorderen unpaaren Darmast, wo nach ihm die Einschmelzung großer Beuteobjekte tatsächlich stattfindet.

β) Wieder einen Schritt weiter gehen die Schnecken. Bei ihnen ist die Phagocytose als eine Art Residuum anzusehen. Denn große Mengen Saft werden hier in das Darmlumen abgeschieden, und die Verdauung vollzieht sich wie bei anderen Metazoen, bei denen keine Phagocytose sich mehr feststellen läßt, nur mit dem Unterschied, daß den Schnecken die Protease fehlt: die Eiweißteilchen der gefressenen und verdauten Pflanzenzellen aber sind es, die offenbar nur auf dem Wege der Phagocytose verdaut werden können. Die Bedeutung dieser seltsamen Einrichtung ist nicht leicht zu erraten.

[1]) Auf die phagocytäre Blutverdauung bei Leberegel und Zecke wollen wir nicht eingehen, da hierbei der Gesamtprozeß noch keineswegs vollkommen klargelegt ist.

Ähnlich liegen die Dinge bei Muscheln, nur daß bei diesen der verdauende Saft (ganz oder teilweise) durch die Fermentgallertbildungen, den Krystallstiel und den dreizackigen Pfeil vertreten wird.

3. Die Verdauung findet durchaus im Darminnern statt.

a. Sekretions- und Absorptionszellen.

Betrachten wir nun z. B. die höheren Würmer, so finden wir daselbst Verhältnisse, die zeigen, daß die angedeutete Differenzierung in Freß- und Drüsenzellen der erste Schritt auf dem Wege war, die sekretive Funktion von der Absorption vollkommen zu trennen. Statt zur Phagocytose sind die „Nährzellen" nur mehr befähigt, Substanzen, die im Darmlumen vollkommen verdaut wurden, in sich aufzunehmen, sie wieder aufzubauen zu Eiweiß, Neutralfetten und teilweise auch zu Glykogen, sie zu speichern oder — nach Bedarf — dem Säftestrom zu übergeben.

Wie bei Cölenteraten, so finden wir auch bei den höheren Würmern die Drüsenzellen zwischen die Absorptionszellen eingestreut, als ständige Bestandteile des Mitteldarmepithels. Nur diese Drüsenzellen vermögen noch Fermente abzusondern, und damit ist zugleich ihre Tätigkeit erschöpft. Beide angedeutete Zellarten lassen sich stets gut voneinander unterscheiden: Wenn man die Tiere (z. B. Aphrodite aculeata) mit Eisen füttert, so kann man dieses Metall stets nur in den verhältnismäßig undifferenzierten, mit schaumigem Plasma versehenen Zellen (Absorptionszellen) nachweisen. Der andere Zelltypus aber kennzeichnet sich als Drüsenzellen durch Bildung ganzer Trauben stark färbbarer Kügelchen, die sich noch innerhalb des Plasmas zu Sekret auflösen. Solche Sekretkügelchen trifft man auch in den Drüsenzellen der Cölenteraten und Strudelwürmer an, ferner auch bei vielen anderen Tieren, bis zu den Vertebraten (z. B. Panethsche Zellen der Lieberkühnschen Drüsen).

Wie wir beim Flußkrebs hörten (v. Apáthy und Farkas), stammen beide Zellarten ursprünglich von einer einzigen Art, den „Anfangszellen" ab. Es handelt sich um Elemente embryonalen Charakters, welche schon in diesem Zustand zur Absorption befähigt sein sollen. Möglicherweise vollzieht sich ihre Differenzierung zu reifen Absorptionszellen nun durch die Einlagerung absorbierter Stoffe in ihr Plasma, wodurch sie an Größe zunehmen, ihr Plasma aber (naturgemäß) an Dichte verliert, alveolär wird. Die „Alveolen" enthielten vor der Behandlung der Präparate mit Xylol oder analogen Fettlösungsmitteln absorbiertes, rekonstruiertes Fett.

Die weitgehendsten Umwandlungen erleiden die Drüsenzellen bei ihrer Differenzierung aus Anfangszellen. Das Protoplasma fängt an, sein färberisches Verhalten derart zu ändern, daß es durch Kernfarbstoffe annähernd ebenso intensiv gefärbt wird, wie Kernchromatin. Dann sieht man in ihm Sekretkugeln sich bilden, die auf seine Kosten wachsen. Die Kugeln lösen sich auf, es entsteht in letzter Linie eine einzige große, mit bräunlichem Sekret gefüllte Blase, die durch Platzen ihren Inhalt in das Lumen entleert oder aber durch Abstoßen der ganzen Zelle in das Darminnere gelangt.

Dieses Verhalten beim Flußkrebs kann man als für viele (wirbellose) Tiere typisch betrachten, wenn auch bei der Bildung und Entleerung

des Sekrets mancherlei Variationen der geschilderten Vorgänge festgestellt wurden, auf die wir aber hier nicht mehr näher eingehen wollen[1]). (Vgl. insbesondere das eigentümliche Verhalten bei den Echinodermen.) Die Hauptsache für uns ist, daß regelmäßig beide Zelltypen vorkommen; und daß das keine Absonderlichkeit einiger Gruppen wirbelloser Tiere ist, ergibt sich daraus, daß, wie der Leser sich noch aus der Einleitung erinnern wird, auch bei den Säugetieren die Scheidung in absorbierende und sezernierende Elemente vollkommen streng durchgeführt ist.

b. Sekretion und Absorption durch ein und dieselbe Zelle.

Von dieser Regel finden wir nun bei den Wirbellosen eine Anzahl auffälliger Ausnahmen. Bei vielen gelang es nicht, im Mitteldarmepithel zweierlei Zellen nachzuweisen. So z. B. bei Nematoden, Capitella und Hirudineen. Doch wir wollen hier von Tiergruppen absehen, bei denen die in Frage stehenden Probleme noch so wenig durchforscht sind und uns sogleich den Insekten zuwenden. (Ihnen ähnlich dürften sich die Tausendfüßer verhalten.) Bei fast allen[2]) Insekten findet sich mit Bestimmtheit nur eine Zellart in allen resorbierenden Darmteilen. Daß sie sezernieren, zeigt das histologische Bild: Ansammeln von Sekretmassen an der Zellfront, Zerfall des nur schwer färbbaren Protoplasmas, das mehr und mehr mit Safträumen durchsetzt erscheint, Auflösung oder Beiseiteschiebung des Zellsaumes, endlich Austritt des Sekrets, wie wir das beschrieben. Steudel konnte die Sekretion durch Eiseninjektionen in die Leibeshöhle seiner Versuchstiere evident machen. Die nämlichen Zellen aber, die in einem Stadium sezernieren, sind es, die in einem anderen Stadium absorbieren, wie wiederum Steudel durch Fütterungsexperimente mit Bestimmtheit zeigen konnte. In diesem Absorptionsstadium aber besitzen die Zellen, zumal an ihrer (freien) Front, stark färbbares, dichtes Protoplasma, auch weisen sie einen kontinuierlichen Zellsaum auf, und die Kerne unterscheiden sich von denjenigen der sezernierenden Zellen. Dem Habitus nach lassen sich die beiden Stadien gleicher Zellen bei Insekten mit den beiden ihnen, bei so vielen anderen Tieren entsprechenden Zellarten bis zu einem gewissen Grade vergleichen. Es ist gewiß interessant zu sehen, wie in dieser einen Tiergruppe (Tausendfüßer und Insekten) völlig Abstand genommen wird von einer Differenzierung, die schon bei den Ringelwürmern (Oligochäten und Polychäten) beginnt. Freilich ist diese Differenzierung — so scheint es nach den Untersuchungen von Apáthy und Farkas am Flußkrebs — bei Wirbellosen nur soweit durchgeführt, daß gewisse Anfangszellen, ursprünglich auch mit der Fähigkeit zu absorbieren ausgestattet, sich zu Drüsenzellen erst nachträglich, aber in ganz einseitiger Weise umgestalten. Erst bei den Wirbeltieren finden wir die sezernierenden Elemente räumlich von den absorbierenden getrennt und — insbesondere wenn wir von ihrer embryonalen Entstehungsgeschichte absehen — jeder Zelltypus ist von vornherein als solcher bestimmt.

Daß Insekten und Tausendfüßer abseits von diesem Entwicklungswege stehen, ist um so bemerkenswerter, als Peripatus, der „Protracheat"

[1]) Neben den beim Flußkrebs vorkommenden, soeben genannten, kommen im Wesentlichen noch folgende Arten der Saftabscheidung von Seiten der Drüsenzellen vor: Entleerung des Sekrets schlechthin, Abschnürung sekreterfüllter Blasen, die an der Zellfront entstehen, oder der ganzen sekreterfüllten Zellfront.

[2]) Ausnahme Ptychoptera, bei manchen Insekten: „Schleimzellen" etc.

noch deutlich typische Drüsen- und Absorptionszellen erkennen läßt (K. C. Schneider) [1]).

II. Die physiologischen Bedingungen der Sekretion des verdauenden Saftes.

Wir wissen sehr wenig darüber, wann, und unter welchen Bedingungen die Saftbereitung in den Zellen vor sich geht und die Ausstoßung des Sekrets erfolgt.

1. Bei Tieren mit intrazellulärer Verdauung dürfte Sekret sich nur dann bilden, wenn Nahrung aufgenommen wurde. Ja, Amöba proteus soll um Stoffe, die, wie Stärke, unnütz für sie sind, keinerlei Vakuole bilden. Im Gegensatz zu manchen anderen Sarcodinen, die z. B. um Farbstoffpartikel Saft abscheiden, bedarf es demnach bei A. proteus offenbar verdaulicher Stoffe, um die Sekretion anzuregen.

2. Tiere mit Verdauung im Darmraume. Es scheint, daß bei den meisten Tieren die Saftbereitung in den Fermentzellen des Mitteldarmes „kontinuierlich" ist, d. h. daß sie, auch nach längerem Hungern, niemals vollkommen unterbrochen wird (Krebse, Schnecken, Cephalopoden). Und doch erweist sich die Sekretbildung und Abscheidung in vielen Fällen als vom Ernährungszustande des Tieres abhängig: Zuweilen findet die Sekretbildung im Hunger statt, die Sekretabscheidung aber wird durch die Nahrungsaufnahme, oder die ersten Stadien der Verdauung angeregt. So z. B. bei Holothurien, wo die Drüsenzellen (der Wundernetze) im Hunger viele Sekretgranula, während der Verdauung aber wenige, ja gar keine enthalten. Ähnliches gilt für die Drüsenzellen in der Mitteldarmdrüse von Aplysia (auch für die Fermentzellen von Hydra und Turbellarien).

Bei den Pulmonaten konnten wir diese Dinge noch besser verfolgen: Wir fanden im Hunger in der Mitteldarmdrüse vornehmlich unreife Fermentzellen, mit jenen Kugeln oder Klumpen, die wir als Vorstufe des Sekrets ansahen. Einige Tage nach Fütterung fanden wir hingegen überwiegend reife Sekretzellen, in denen die Kugeln und Klumpen sich zu einem großen Fermenttropfen aufgelöst hatten. In dieser Zeit wurde auch am meisten Saft in den Darm abgeschieden.

Bei den Cephalopoden lernten wir sehr auffällige Unterschiede zwischen „Hungersaft" und solchem Sekret kennen, das während der Verdauung abgeschieden wird. Wir hörten von dem Einfluß, den elektrische Reizung eines Nerven auf die Sekretion ausübt. Endlich konnte Cohnheim auch hier feststellen, daß die Saftsekretion kurze Zeit nach der Nahrungsaufnahme ihren Höhepunkt erreicht (Octopus, Eledone).

Etwas abweichend verhalten sich auch bezüglich dieser Dinge die Insekten: Ihre Mitteldarmzellen, die während der Verdauung absorptive Funktion haben, müssen während des Hungers Saft bereiten und wohl auch, der Hauptsache nach, abscheiden.

---

[1]) Bezüglich obiger Zusammenstellung vgl. Jordan, H. (und A. Steudel), Verh. deutsch. zool. Ges. 1911, S. 272.

E. Darmfunktion und Darmform.

1. Darmverzweigungen, durch welche die Nahrung im Körper verteilt wird, als Ersatz für eine (wohlausgebildete) Blutzirkulation.

Haben wir bis jetzt stets das Darmepithel schlechthin betrachtet, so wird es Zeit, daran zu erinnern, daß recht mannigfach gestaltete Därme für die uns geläufigen Funktionen in Betracht kommen. Die Darmform, an die man, von den Wirbeltieren ausgehend, zunächst denken wird, nämlich das einfache (etwa gewundene) Darmrohr, herrscht bei den Wirbellosen keineswegs vor. Vielmehr sehen wir häufig (mehr oder weniger reich) verzweigte Schlauchsysteme als Verdauungsorgane funktionieren. Bei niederen Tiergruppen mit fehlenden oder mangelhaft ausgebildeten Zirkulationsorganen würde, bei einiger Massenentfaltung des Körpers, ein einfacher Darm nicht hinreichen, die einzelnen Körperelemente zu ernähren: Der Darm muß den Körper nach allen Seiten hin durchsetzen und diese Bedingung wird meist durch Ausbildung zahlreicher Darmzweige erfüllt (Cölenteraten, Plattwürmer, Seesterne). Solche Zweige haben niemals irgendwelche spezialisierte Funktion, höchstens herrschen bei Tieren mit phagocytärer Verdauung, die Freßzellen, verglichen mit den an sich spärlichen Drüsenzellen, in den Verzweigungen vor, wie das ja, nach dem, was wir über die Bedeutung dieser Elemente wissen, verständlich ist: Es genügt ein Einschmelzungsvorgang im Zentralmagen der Cölenteraten oder im unpaaren Darmast der Tricladen; die übrigen Teile des Darmes, zumal seine äußersten Verzweigungen, können sich mehr oder weniger auf Phagocytose beschränken. Die Armcöka der Seesterne aber sezernieren und absorbieren.

2. Darmverzweigungen bei Tieren, deren Blutsystem die Nahrungsverteilung besorgt.

a. Sie dienen wahrscheinlich zur Vergrößerung der Darmoberfläche.

Aber auch bei den Tiergruppen, bei denen die Zirkulation den Anforderungen, die eine geregelte Stoffverteilung an sie stellt, durchaus entspricht, finden wir in vielen Fällen Darmcöka, die schon äußerlich sich nicht allzu wesentlich von den Darmästen unterscheiden, wie wir sie etwa bei Plattwürmern kennen lernten, und die denn auch in der Tat nichts anderes sind, als Darmdivertikel mit voller (Mittel-) Darmfunktion. Man denke etwa an Aphrodite [1]), Äolidier, gewisse niedere Crustaceen bis hinauf zu den Isopoden, endlich an viele Insekten. Dann finden wir bei Brachiopoden, höheren Malacostraken, Schnecken, Muscheln und Spinnen [2]) massige Anhangsdrüsen des Mitteldarms, früher Leber, heute Mitteldarmdrüse genannt, die aber wieder, genau wie die einfachen Darmblindschläuche der vorhin genannten Tiere, gar nichts anderes sind, als drüsenförmige Mitteldarmteile, mit allen Funktionen des Mitteldarms ausgerüstet.

[1]) Aphrodite hat allerdings ein reduziertes Blutgefäßsystem.

[2]) Wir wollen die Cephalopoden außerhalb unserer Betrachtung lassen, da bei ihnen das letzte Wort über die Absorption in der Leber noch nicht gesprochen ist. Entgegen der Meinung anderer Autoren hält Cuénot, wenigstens für Lösungen, noch stets an einer solchen fest. Auch die Sonderbedeutung des Pankreas dieser Tiere ist noch nicht geklärt. Mit den Darmdrüsen der Tunicaten können wir uns hier ebensowenig beschäftigen.

Nicht immer sind wir über die Bedeutung aller dieser Divertikelbildungen aufgeklärt. Oftmals mag es sich hierbei nur um eine Darmvergrößerung handeln. Wir wissen ja, daß, um die Darmoberfläche zu vergrößern, mannigfache Anordnungen bei den Tieren getroffen sind: typhlosolisartige Falten, Windungen aller Art, die der Darm beschreibt, endlich eben Systeme von Blinddärmen, die dem Darme ansitzen, und in die wohl stets die Nahrung eindringt, um verdaut zu werden [1]). Möglich, daß z. B. auch die Mitteldarmdrüse der Schnecken nichts anderes ist, als solch eine ausgiebige Darmvergrößerung. Jedenfalls aber beschränkt sich die Bedeutung der Cöka bei Aphrodite und bei den Malacostraken nicht auf solche Oberflächengewinnung. Das sehen wir schon daraus, daß bei decapoden Krebsen der Mitteldarm fast völlig Drüsenform angenommen hat und ein langer Enddarm (Macruren) die Verbindung dieser Drüse mit der Außenwelt herstellt, ohne doch selbst zu absorbieren oder Ferment zu sezernieren: Vergrößerung der Oberfläche, die auf der anderen Seite mit solch einer Preisgabe von Oberfläche einherginge, wäre nicht recht verständlich [2]).

b. Darmverzweigungen, welche, zur Aufnahme eines Filtrates, von den übrigen Darmteilen abgesondert sind.

Wir wissen nun aber, daß sowohl bei Aphrodite, als bei Malacostraken die verdauenden Mitteldarmteile nur deswegen Blinddarmform angenommen haben, um, dem Hauptstrome der mit Hartteilen durchsetzten Nahrung entrückt, durch mehr oder weniger komplizierte Filterapparate, ein Filtrat zur Weiterverdauung und Absorption zu erhalten.

Auf die Filtervorrichtungen — bei Aphrodite durch Mitteldarmelemente gebildet, bei den Malacostraken ein Teil des Vorderdarms (Pylorusmagen) — wollen wir hier nicht näher eingehen [3]).

Anhang: Die peritrophische Membran der Insekten.

Eine Schutzvorrichtung vor Hartteilen der Nahrung finden wir auch bei den Insekten, in Gestalt der peritrophischen Membran: Ein eigentümliches, vielleicht kutikuläres Rohr, dessen Genese noch nicht in allen Fällen feststeht. Das Rohr ist, wie Steudel sah, für Flüssigkeiten sehr gut durchlässig, nicht aber für feste Körper,

---

[1]) Wegen dieser Mannigfaltigkeit der Art, wie die Darmoberfläche vergrößert wird, lohnt es auch nicht recht, auf die Frage des Verhältnisses zwischen Ernährungsart und Darmlänge einzugehen: ein aufgewundener Darm wird sich so ohne weiteres nicht mit einem verzweigten Darm vergleichen lassen. Auf die Schwierigkeit der Frage gingen wir ein, als wir uns im speziellen mit Insekten beschäftigten. Deutlicher zeigt sich die Abhängigkeit der Darmlänge von der Ernährung (Fleischfresser kurzer Darm, Pflanzenfresser langer Darm) bei Wirbeltieren, wie zahlreiche Untersuchungen zeigen: z. B. an Froschlarven, die teils mit Fleisch, teils mit Vegetabilien gefüttert wurden, und bei denen der Darm, je durch Annahme entsprechender Länge, auf diese Kost reagierte. (Der Unterschied beträgt nach Babák bis an 91 %.) Neben mechanischer Einwirkung der Pflanzenfaser spielt bei dieser Verlängerung des Darmes bei Aufnahme von Pflanzenkost die chemische Beschaffenheit der Pflanzenproteine die Hauptrolle (Babák, Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 257; siehe auch Yungs Arbeiten).

[2]) Ähnliches gilt für Gryllotalpa, insofern als auch hier der Mitteldarm (vielleicht) ausschließlich durch die beiden großen Cöka dargestellt wird. Vorder- und Enddarm sollen hier ja unmittelbar aneinanderstoßen (Frenzel, Steudel).

[3]) Von weiteren, den Mitteldarmdrüsen zugeschriebenen Funktionen, wie Exkretion und „fonction d'arrêt" (Cuénot) sehe ich hier ab. Ich habe meine Meinung hierüber hinreichend dargetan.

die in seinem Innern bleiben, während die hindurchdiffundierende gelöste Nahrung zum Mitteldarm und, wenn vorhanden, zu den Blinddärmen (Periplaneta) gelangt, um absorbiert zu werden.

Interessant ist auch, daß Carabus auratus, der ja durch Außenverdauung nur flüssige Nahrung (ohne Hartteile) aufnimmt, keine peritrophische Membran besitzt. Da aber solch eine Membran auch bei Mücken und Bienenlarven vorkommt, so muß sie entweder noch andere Bedeutungen haben, oder wir verstehen eben in verschiedenen Fällen unter dem gleichen Namen Verschiedenes, wie wir andeuteten.

F. Der Enddarm.

Wo ein Enddarm überhaupt ausgebildet ist, da fehlen ihm in den meisten Fällen jene Funktionen bei der Verdauung, die wir für den Mitteldarm kennen lernten. Nur bei manchen Insekten konnte man Sekretion (Fermente?) und Absorption im Enddarm nachweisen. Bezüglich dieser Absorption gleichen die Insekten den Wirbeltieren.

Da der Kot bei vielen Tieren innerhalb des Enddarms mit einer Schleimhülle umgeben erscheint, so mag die Absonderung dieser Hülle in manchen Fällen eine Funktion des Enddarms sein (Enddarmdrüsen beim Flußkrebs nach Apáthy und Farkas). Daß bei manchen Formen die Kothülle schon im Mitteldarm gebildet wird, ist wahrscheinlich [1]) (Aphrodite; aber dieser Mitteldarm verdaut nicht, da nur den Blindschläuchen Absorption und Sekretion zukommt).

Ich halte es für falsch, diese Kothülle „peritrophische Membran" zu nennen und sie der soeben besprochenen Mitteldarmbildung der Insekten physiologisch gleichzusetzen. Umgibt diese den Mitteldarmchymus, der seine absorbierbaren Bestandteile noch (durch die Membran) an das Mitteldarmepithel abgeben soll, so schließt die Kothülle ausgelaugten Kot ein und dient wohl nur dessen leichteren Entleerung.

G. Weiteres Schicksal der Nahrung. Reservestoffe. Die „Leberfrage".

1. Das Schicksal der Absorpta, die nicht in den Darmzellen gespeichert werden.

Wir verließen die absorbierte Nahrung in den Zellen als rekonstruiertes Fett, Eiweiß oder Glykogen, teils aber vielleicht noch als Verdauungsprodukte, im Begriff, dem Säftestrom übergeben zu werden. Wir sind wenig darüber aufgeklärt, was mit den Substanzen geschieht, welche nicht in den Darmzellen als Reserven zurückgehalten werden. Bei niederen Formen, ohne (ausreichende) Zirkulation, wird die Nahrung wie wir hörten, meist durch die Darmverzweigungen auf den Gesamtorganismus verteilt. Bei Kieselschwämmen nehmen Wanderzellen (Mesenchymzellen) den Entodermzellen die Beute (teils noch unverdaut) ab, verdauen sie und tragen sie den anderen Elementen zu. Auch bei Cölenteraten und Plattwürmern dürften die Absorpta von Zelle zu Zelle wandern.

Bei Echinodermen, bei denen ja auch noch durch Darmzweige (Seesterne) oder Darmschlingen (Seeigel, Holothurien) die Nahrung im

[1]) Bei Spinnen nennt Plateau den Darmteil, der die Kothülle abscheidet, Ende des Mitteldarms, Bertkau Anfang des Enddarms!

Körper verteilt wird, spielt die mit Flüssigkeit erfüllte Leibeshöhle wahrscheinlich eine Rolle bei der Übermittelung der Absorpta an die übrigen Gewebe.

Bei den Ringelwürmern fanden wir endlich besondere Darmblutgefäßsysteme (Blutsinus der Darmwand), welche die absorbierten Stoffe aufnehmen und verteilen. Das dürfte bei höheren Tieren der allgemeine Modus der Aufnahme von Nahrung in den eigentlichen Organismus sein, ein Modus der sich ja auch noch bei Wirbeltieren findet. Freilich eine Sonderung in Darmblutgefäße, die Wasserlösliches und Darmlymphgefäße (Chylusgefäße), die Fett aufnehmen, kommt bei Wirbellosen nicht vor. — Wir dürfen aber nicht übersehen, daß es auch höher organisierte wirbellose Tiere gibt, deren Blutgefäßsystem mangelhaft ausgebildet ist, oder ganz fehlt. So spielt ein solches bei Tracheaten nur eine untergeordnete Rolle und wir fanden, daß die absorbierte Nahrung nicht in besondere Blutgefäße der Darmwand tritt, sondern unmittelbar in den abdominalen Periviszeralraum, um dem darin befindlichen Blute beigemengt zu werden. Als weitere Beispiele mag noch einiger Würmer hier gedacht werden: Auch Aphrodite hat ein äußerst reduziertes Blutgefäßsystem; ich glaube mich überzeugt zu haben, daß verfüttertes Eisen aus den Blinddärmen unmittelbar in die Leibeshöhle tritt. Die Capitelliden haben überhaupt keine Blutgefäße. Eisig sah, daß die Mitteldarmzellen dieser Tiere plastische Fortsätze ihrer Basis durch das Bindegewebe und die Muskularis des Darmes hindurch, bis in die Leibeshöhle strecken, vielleicht auch das Peritoneum durchsetzend („lymphatische Zelldivertikel" bei Dasybranchus, Mastobranchus und zuweilen bei Notomastus). Eisig glaubt, daß diese Ausläufer berufen sind, der Leibeshöhle (oder deren Blut) die Absorpta zu übergeben. Ähnliche Zelldivertikel scheinen bei Lagis korenii das Darmepithel mit dem Darmblutsinus zu verbinden. Brasil glaubt, daß dieser Weg hauptsächlich dem Fetttransporte dient. Auch die basalen Zellfortsätze bei Ascaris lumbricoides müssen in diesem Zusammenhang genannt werden.

2. Reservestoffe.

a. Der Ort der Ablagerung von Reservestoffen.

Wohl allgemein kommt den Tieren die Fähigkeit zu, Reservestoffe in ihrer Körpersubstanz abzulagern. Bei Metazoen kommen als Ort der Ablagerung zunächst die absorbierenden Zellen in Betracht. Dann aber reicht hier offenbar der Platz nicht aus; die Reserven wandern weiter, und werden an den verschiedensten Stellen des Körpers deponiert: Bei den Cölenteraten auch im Ektoderm. Bei Schnecken lernten wir besondere Zellen des Mitteldarmepithels kennen, und zwar in der Mitteldarmdrüse, die ganz speziell der Speicherung verschiedener Reservestoffe dienen, die „Kalkzellen". Besondere Elemente ferner, hauptsächlich dem, die Mitteldarmdrüse umspinnenden Bindegewebe angehörend, besitzen die gleiche Speicherfunktion (Leydigsche Zellen). In vielen Fällen spielt überhaupt das Bindegewebe bei der Stoffaufbewahrung die Hauptrollen und zwar handelt es sich dabei oft, wie wir sahen, um morphologisch wohl abzugrenzende Bindegewebsmassen. Weil sie unter anderem Fett speichern, führen sie den Namen Fettkörper (Insekten, Tausendfüßer, niedere Krebse). Im übrigen kommen noch viele Stellen des Körpers als Speicherorgane in Betracht (insbesondere für Glykogen).

Die Wichtigkeit des Darmes als Speicherorgan erkannten wir vornehmlich bei Insektenlarven und dem Nematoden Mermis, dessen Darm, da er nur mehr Reservestoffbehälter ist, den Namen Fettkörper führt. Bei Insektenlarven bildet sich bei der Verpuppung der neue Darm um den alten und zehrt von dessen Reserven (Tenebrio molitor), wie der embryonale Darm mancher Tiere vom Dotter.

b. Die einzelnen Reservestoffe.

α) Bei Protozoen. Schon bei den Protozoen traten uns Reservestoffe in großer Mannigfaltigkeit entgegen. *αα*) Fett fand sich bei Radiolarien und Infusorien. Da die Tiere angeblich kein Fett verdauen können, müssen wir annehmen, daß diese Substanz aus Kohlehydraten und Eiweiß gebildet wird. In der Tat gelang es Nierenstein, Fettablagerung durch Fütterung von Eiweiß und Kohlehydraten bei Ciliaten zu erzielen.

ββ) An Kohlehydraten fanden wir bei Protozoen Glykogen (Paramäcium, Vorticella, Opalina etc, dann Sporozoen). Auch bei einer Sarcodine konnte Stolc es nachweisen (Pelomyxa palustris, „Glanzkörper") und feststellen, daß es nur nach Fütterung mit Kohlehydraten entsteht, nicht nach Fütterung mit Eiweiß oder Fett.

Es fanden sich bei Protozoen auch andere Polysaccharide: Paraglykogen und Paramylum [1]), ersteres bei Gregarinen und gewissen parasitären Ciliaten (Nyctotherus, Balantidium), letzteres bei Euglenoiden und vielleicht bei Vampyrella vorax (Zopf).

γγ) Auch Eiweißreserven scheinen nicht gänzlich zu fehlen. So fand Schaudinn bei Trichosphaerium siboldi Körperchen, die er für Proteinkrystalle ansah.

β) Metazoen. Wie bei den Protozoen, so finden sich recht allgemein bei den Wirbellosen Fett, Glykogen und Eiweißklumpen [2]) oder Eiweißkrystalle als Reserven, wir wollen das hier nicht im einzelnen wiederholen. Wir erwähnten schon in der Einleitung, daß durch die Fähigkeit, Eiweiß zu speichern, sich viele Evertebraten von den Säugetieren unterscheiden. Alle diese Reserven werden im Hunger von den Tieren verbraucht, wenn es auch zuweilen längere Zeit dauert, bis die Darmzellen (Mitteldarmdrüsenzellen) einer Schnecke oder eines Krebses etwa, völlig fettfrei sind.

Die Kalkreserven bei Krebsen und Schnecken finden periodische Verwertung (Häutung der Krebse; Eindeckelung — im Herbst —, aber auch Wundheilung der Schale bei Schnecken).

3. Die „Leberfrage".

Am Schlusse unserer Einleitung machten wir uns kurz mit der Funktion der Leber bei den Säugetieren vertraut. Es fragt sich, konnten wir bei Wirbellosen ein Organ finden, das sich der

[1]) d. h. also Körper, die sich dem Glykogen beziehungsweise der Stärke durch manche Reaktionen verwandt zeigen, durch andere Reaktionen (z. B. gegen Jod) aber auch wieder Verschiedenheit zu erkennen geben.

[2]) Hier kann auch an die Speicherung unverdauter Partikel (Blutkörperchen) in den Phagocyten des Darmepithels bei Strudelwürmern erinnert werden (Saint-Hilaire).

Leber der Wirbeltiere vergleichen ließe? In der Tat begegneten wir häufig in der älteren Literatur dem Namen „Leber", in der neueren Literatur dem Namen Hepatopankreas. Beide drücken die Überzeugung aus, daß den Mitteldarmdrüsen der Mollusken, Krebse und Spinnen (etc.) spezifische Leberfunktionen zukommen. Nun stellten wir fest, daß jene Mitteldarmdrüsen, gleich einfachen Darmdivertikeln oder Darmblindschläuchen so vieler anderer Tiere, nichts sind, als der Mitteldarm oder ein Teil von ihm, morphologisch durch Blindschlauch- oder wenn man will Drüsenform ausgezeichnet. Es gelang uns keine spezifische Funktion der Mitteldarmdrüse zu finden, die nicht gleicherweise den einfachen Blindschläuchen und auch den geraden Därmen ohne jede Divertikelbildung zukäme:

Fermentsekretion, Absorption und Speicherung von Reservestoffen fanden wir überall in gleicher Weise. Nur bezüglich der Art der Reservestoffe klafft in unserer Beweisführung eine Lücke. In den Mitteldarmdrüsen, die früher den Namen „Leber" trugen, fand man stets Glykogen. Man fand es auch an anderen Stellen des Tierkörpers, aber das „Leberglykogen" herrscht quantitativ vor. Umgekehrt liegen Angaben über das Vorkommen von Glykogen in den Mitteldarmzellen und den Zellen solcher Blindschläuche, die nicht den Namen „Leber" führten, so gut wie nicht vor, obwohl zahlreiche Tiere ohne „Leber" Glykogen als Reservestoff speichern. Man denke nur an die Eingeweidewürmer, und die Rolle, die nach Weinland Glykogen im Stoffwechsel der Nematoden spielt. Allein wir wissen in den meisten Fällen nicht, ob der Darm sich an der Speicherung dieses Stoffes beteiligt. Erst in allerjüngster Zeit wurde das Vorkommen von Glykogen im Mitteldarm von Ascaris lumbricoides festgestellt (Busch, von Kemnitz). Wir dürfen aber nicht vergessen, daß nur in den wenigsten Fällen das Vorkommen von Glykogen in den Mitteldarmzellen ausdrücklich in Abrede gestellt wird (Saint-Hilaire tut dies bei Dendrocoelum lacteum): In den Organen, die den Namen „Leber" führten, suchte man, wegen der Analogie mit den Wirbeltieren, nach Glykogen, nicht aber in den mehr oder weniger einfachen Mitteldärmen, denen man den Namen Leber nicht zuerkannte. So kommt es, daß man in den letzteren zwar Eiweiß und Fett beschrieb, Stoffe, auf die das mikroskopische Präparat ohne weiteres aufmerksam macht, nicht aber Glykogen, zu dessen Auffinden es einer Reaktion bedarf; es mag daher in vielen Fällen nur übersehen worden sein: Zukünftige Untersuchungen müssen zeigen, ob diese Auffassung richtig ist; ob auch allgemein einfache Mitteldärme, die durch nichts an den Habitus einer Leber erinnern, so gut wie Mitteldarmdrüsen, Glykogen zu speichern imstande sind. Für Ascaris hat sich diese unsere Annahme ja schon bewahrheitet.

Wie dem auch sei, man wird im schlimmsten Falle, selbst auf Grund der Tatsache, daß Mitteldarmdrüsen im Gegensatz zu den meisten Mitteldärmen Glykogen speichern, während in letzteren bis jetzt als Reserven in der Regel nur Eiweiß und Fett nachgewiesen wurden, nicht von einer spezifischen Funktion der Mitteldarmdrüse reden können: Mitteldärme und Mitteldarmdrüsen speichern Reservestoffe, Glykogen aber findet sich überhaupt in den einzelnen Organismen an den verschiedensten Stellen.

Aber wir konnten auch zeigen, daß keine einzige **spezifische** Leberfunktion bei Wirbellosen ihr Analogon findet.

Überall, wo zuverlässige Forscher Hand angelegt hatten, war das Vorkommen sowohl von Gallenfarbstoffen[1]) als von Gallensäuren oder ihrer Salze ausgeschlossen worden. Farbstoffe, die denen der Galle verwandt sind, fanden sich, es waren aber Derivate des gefressenen und absorbierten (bei Schnecken phagocytierten) Chlorophylls[2]). (Siehe Einleitung.)

Auch das Vorkommen von Lipoiden in manchen Mitteldarmdrüsen ist für die Beurteilung unserer Frage gegenstandslos geworden, seit wir über die Verbreitung solcher Körper im Organismus unterrichtet sind. Meist, d. h. mit Ausnahme der Crustaceen, fanden sich die Lipoide nicht im Drüsensekret (vergleichbar der Galle), sondern im Drüsengewebe.

Die Beziehung zur absorbierten Nahrung gestaltet sich bei der Säugetierleber ganz anders, als bei den, als „Leber“ angesprochenen Organen der Wirbellosen; auch hierbei lassen sich spezifische Leberfunktionen bei Wirbellosen nicht nachweisen. Von einem Eindringen der Nahrung in das, mit dem Darm unmittelbar kommunizierende Kanalsystem der Wirbeltierleber ist keine Rede. Gewiß, auch dieses Organ empfängt Absorpta, aber nur mittelbar, durch das Blut der Pfortader. Diese absorbierten Substanzen werden dann teilweise in der Leber verarbeitet. Aus Traubenzucker bildet sich Glykogen. Daß Glykogenbildung keine spezifische Leber- oder Mitteldarmdrüsenfunktion sein kann, hörten wir schon. Das Kohlehydrat findet sich in den verschiedensten Organen oder Geweben, und wo es sich findet, da ist es auch gebildet worden. Den regulatorischen Einfluß aber, den die Leber durch Glykogenbildung und Glykogenlösung auf den Zuckergehalt des Blutes ausübt (siehe Einleitung), dürfen wir als spezifische Leberfunktion betrachten. Für diese Leistung kennen wir bei Wirbellosen kein Analogon. Gewiß ist es möglich, daß die Abgabe des Kohlehydrats von den Mitteldarmdrüsenzellen an das Blut je nach Bedarf erfolgt. Wenn wir es aber hier wirklich mit einer Art Regulation zu tun haben sollten, so ist sie jedenfalls ganz einseitig. Wir wissen nur von Glykogen, das sich in den Mitteldarmdrüsenzellen aus resorbiertem Zucker der Nahrung bildet. Von einer Aufnahme von Stoffen aus dem Blute durch Mitteldarmdrüsenzellen, die zugleich befähigt wären, ihre Produkte wieder an das Blut abzugeben, ist gar nichts bekannt: Die Mitteldarmdrüsen der Wirbellosen sind, soweit wir wissen, keine Drüsen „mit innerer Sekretion“.

Auch dem Fette gegenüber verhält sich die Leber ganz anders, als die Mitteldarmdrüsen Wirbelloser. Fett findet sich auch in der Leber. Allein es gelangt in sie, wie bei den Insekten in den Fettkörper: Von den Darmzellen resorbiert, werden in diesen schon die Spaltprodukte zu

[1]) Daß die Blutegel das parasitisch genossene Blut derart in ihrem Stoffwechsel abbauen, daß als Exkret Gallenfarbstoffe entstehen, hat für die Frage, die uns hier beschäftigt, keinerlei Bedeutung. Auch bei Säugetieren können außerhalb der Leber bei Zerfall von Hämoglobin, Gallenfarbstoffe entstehen (hämatogener Ikterus). (Spieß fand Gallenfarbstoffe als Exkret in gewissen Peritonealzellen von Hirudo medicinalis). Auch Fr. N. Schulz' Befund ähnlicher Pigmente in gewissen Schneckenschalen hat für unsere Frage, wie wir zeigten, keine Bedeutung.

[2]) Die in manchen Mitteldarmdrüsen gefundenen Farbstoffe, die (auf Grund ihres Spektrums und einiger anderer Eigenschaften) teilweise mit den Pigmenten der Leberzellen (nicht der Galle) gewisse Übereinstimmung zeigen sollen, brauchen uns hier nicht zu beschäftigen. Chemische Identifizierung liegt gar nicht vor und über ihre Bedeutung gibt man uns nur Hypothesen.

Neutralfett rekonstruiert. Die Leberzellen erhalten nun erst das Fett auf dem Wege der Blutzirkulation; die Mitteldarmdrüsenzellen Wirbelloser aber sind auch in dieser Beziehung echte Darmzellen. Daß in den Mitteldarm- und Mitteldarmdrüsenzellen Eiweiß aus seinen absorbierten Spaltprodukten wieder aufgebaut wird, schließen wir aus dem Vorkommen von Eiweißreserven in diesen Elementen. Die Leber aber nimmt an dem Wiederaufbau der absorbierten Eiweißspaltprodukte wahrscheinlich keinen Anteil.

Daneben leistet die Leber als Drüse mit „innerer Sekretion" noch mancherlei, wofür wir bei den Mitteldarmgebilden der Wirbellosen etwas Analoges wiederum gar nicht kennen: Die Synthese von Harnstoff und Harnsäure, die Bildung von Fibrinogen, die Umwandlung, eventuell Entgiftung körperfremder Substanzen.

Wir kennen einen einzigen Fall, in dem die Mitteldarmdrüse eines Wirbellosen möglicherweise die Rolle einer Art Blutdrüse übernommen hat: Bei Laura gerardiae hörten wir von einer Mitteldarmdrüse, die ihre Substanzen nicht aus dem (funktionslosen) Darme, sondern nur von den Blutgefäßen erhält, die dem Parasiten Nahrung aus dem Wirte zuführen. Es scheint, daß die Drüse aus diesen Stoffen Reserven zu bilden vermag und Abfallprodukte ihres spezifischen Stoffwechsels als „Lebersekret" in den Darm ergießt. Wir müssen annehmen, daß das Organ auch wiederum Stoffe (Reserven) an das Blut abgeben kann. (De Lacaze-Duthiers). Diese Verhältnisse müßten naturgemäß erst physiologisch durchforscht werden, um zu Schlüssen der angedeuteten Art (Analogie mit Wirbeltierleber) zu berechtigen.

Im ganzen müssen wir sagen: Wir fanden bei Wirbellosen, insbesondere an deren, als „Leber" oder Hepatopankreas angesprochenen Mitteldarmdrüsen, keine einzige für die Leber der Wirbeltiere spezifische Funktion [1]).

Die Spezialisierung eines Magens mit Sekretion freier Säure und des, dieser Säure bedürfenden Pepsins, die Ausbildung besonderer Drüsen, die vom Darmepithel räumlich getrennt, nur mehr einen, im Darme wirkenden Saft abscheiden[2]), das Vorkommen einer Blutdrüse, die mit den Verdauungsvorgängen in Beziehung steht, der Leber, endlich komplizierte regulatorische Vorgänge bei der Funktion dieser Organe: Alles das zeichnet die Wirbeltiere vor den Wirbellosen hinsichtlich ihrer Verdauungserscheinungen aus.

[1]) Vgl. Jordan, Zool. Jahrb. Suppl. 15 (Festschr. J. W. Spengel) Bd. 3, 1912, S. 49.

[2]) Man denke aber daran, daß die Cephalopoden möglicherweise eine Ausnahme in dieser Beziehung sind.

Autorenverzeichnis

von

Gottwalt Chr. Hirsch.

A.

Abderhalden 18, 30, 145, 170, 172, 185, 199, 224, 591.
Abelous 404.
Abric 306.
Adlerz 430, 487, 601, 602, 603, 604, 606, 607, 609, 610, 613, 617.
Agassiz 248.
Ainsworth 452.
Albert 402.
Alessandrini 183.
Amaudrut 271, 273, 274, 280, 282, 283, 294, 296, 652.
Andrew 240.
Anglas 635.
Apáthy, v. 219, 222, 395, 408, 409, 429, 430, 432, 434, 658, 659, 663.
Arnold 160, 161, 162, 164.
Ashworth 193, 206.
Axenfeld 560, 563, 593, 594, 595.

B.

Babák 662.
Bachmetjew 498.
Baglioni 350, 352, 360, 361.
Balbiani 487, 610.
Bardeen 160, 164.
Barfoed 278.
Barfurth 98, 278, 279, 297, 301, 306, 310, 316, 322, 323, 327.
Barratt 578.
Barrois 338, 340.
Basch 548, 588.
Bates 450.
Bauer 352, 357, 364.
Belleci 41.
Jousset de Bellesme 361, 367, 445, 548, 552, 588, 589, 590, 594, 596.
Bellion 327.
Belt 523.
Beringer 148, 164.
Berliner 78.
Bernard, Cl., 297, 322, 347, 439.
Bernard, H. M. 458, 468, 469.
Berger 630.
Bernhard 639.
Berlepsch v. 503, 510, 513, 625, 637.
Berlese 466, 467, 468, 469, 474, 475, 479, 481, 482, 618, 622, 635, 656.
Bert 361, 373.
Bertelli 219.
Berthold 50.
Bertkau 452, 453, 455, 457, 459, 463, 466, 468, 470, 471, 473, 474, 475, 476, 654, 663.
Beyerinck 529.
Bethe 120.
Brehm 258, 450, 492, 510, 529.
Bidder 107.
Biedermann 46, 62, 77, 108, 111, 143, 154, 268, 296, 298, 299, 300, 304, 305, 306, 315, 319, 322, 324, 341, 405, 441, 540, 543, 548, 581, 586, 587, 589, 590, 591, 592, 593, 595, 596, 599, 604, 605, 606, 607, 608, 610, 611, 614, 615, 618, 625, 626, 632, 633, 638, 640.
Bierry 299, 405.
Billard 404.
Bizzozero 606.
Blackwall 475.
Blanc 632.
Blanchard 463, 465, 469, 470, 473, 632.
Blochmann 50, 83, 98, 187, 231, 235.
Bodong 220.
Bocat 349.
Boedecker 286.
Böhm 131.
Böhmig 162, 164.
Bogdanow 495, 597, 638.
Bohn 114, 151.
Bonnier 411.
Bordas 450, 451, 529, 546, 548, 562, 570.
Bornträger 13.
Bottazzi 37, 295, 297, 298, 303, 317, 320, 324, 359.
Bonardi 277.
Bonnier 513.
Bounhiol 204.
Bounoure 597.
Bourquelot 33, 350, 361, 362, 365, 367, 368, 373, 377, 654.
Boussignault 627.
Boutan 359.
Boveri 137.
Boyce 349.
Bradley 285, 289, 300, 323, 328, 443.
Brandt 46, 65, 80, 104, 110, 114.
Brasil 207, 208, 209, 210, 215, 216, 664.
Brault 98, 174.
Braun 47, 166, 173, 387, 530, 531.
Breitenbach 572.
Breithaupt 558, 559, 560, 561, 562.
Bretscher 191.
Briant Travers 558.
Briot 360, 484.
Brito 223.
Brock 363, 369, 439.
Brockmeier 327.
Bronn 383.
Brown 28, 266, 383.
Bruck 578, 650.
Brücke 26, 532.
Brüel 275, 305, 317, 318, 656.
Brunow 437.
Buchner 597.
Buglia 43.
Burck 77, 79, 80, 642.
Burmester 451.
Burmeister 493.
Busch 174, 189, 666.
Buschkiel 168.
Büsgen 521, 581, 627.
Bütschli 46, 75, 76, 79, 80, 81, 90, 91, 441.
Buttel-Reepen, v. 509, 510.
Buytendyk 532.

C.

Combault 195, 197.
Campbell 455.

Carazzi 343, 344, 346, 348.
Carl 330.
Carlgren 123, 147.
Carlet 217, 218.
Carter 75.
Castellani 476.
Catouillard 445.
Celakowsky 62, 64.
Chadwick 248.
Chalmers 476.
Chambrelent 410.
Chautrad 440.
Chapeaux 113, 128, 140, 142, 144, 242, 243, 244.
Chantaro 626.
Cheshire 558, 559, 562, 570.
Chevrier 410.
Christophers 576.
Chun 116, 129, 134, 624.
Claparède E. 192, 193, 196.
Clark 79.
Claus 123, 124.
Claus-Grobben 391.
Clerc 243, 245, 255, 260, 261.
Cienkowski 52, 68, 75, 76.
Colmheim 17, 18, 27, 28, 29, 37, 38, 41, 242, 243, 244, 253, 254, 256, 257, 260, 261, 263, 365, 366, 367, 369, 373, 374, 376, 660.
Collins 236.
Comes 94, 97, 81.
Cori 319, 546.
Costamagna 93, 97.
Costes 395, 429, 434.
Cotte 77, 105, 108, 109, 110, 148.
Coupin 335, 341.
Cuénot 203, 236, 239, 240, 242, 244, 246, 248, 254, 256, 266, 308, 310, 315, 316, 321, 328, 370, 371, 374, 377, 410, 427, 429, 430, 431, 433, 434, 436, 438, 552, 556, 557, 600, 609, 611, 612, 615, 616, 617, 618, 622, 661, 662.
Creighton 347.
Cremer 42.
Crismer 278.
Cuvier 267, 283, 285, 310, 373.
Czapek 14.
Czerny 38.

D.

Da Costa 206.
Dalk 441.
Dahl 445, 456.
Dakin 382, 396, 406, 424, 426.
Dalyell 383.
Darboux 204, 206, 207, 209.
Darwin 190, 192, 193, 196, 387, 391.
Dastre 178, 328, 329, 347, 378, 379, 442.
Deegener 499, 604, 607, 608, 614.
Deetjen 30.
Deflandre 325, 377, 437.
Dekker 449.
Delage 231.
Demoll 557, 561.
Denny 296, 532, 537, 546, 554, 619, 620, 624, 631.
Diederichs 449.
Dönhoff 513, 564, 592, 637.
Doflein, 46, 47, 53, 60, 80, 491, 526, 541, 543.
Dohrn A. 248, 249, 258, 436, 642.
— Bog. 428.
— H. 440.
Dolschall 451.
Dombrowsky 410.
Donitz 476.
Doréc 148.
Downing, R. 113, 141, 146, 148.
Dorpinghaus 505.
Dorthes 453.
Doyon 221.
Drew 336.
Dröscher 384.
Dubois 295, 333, 336.
Dubosq 483, 485, 488, 602, 632.
Duerden 124, 642.
Dufour 470, 568, 586, 623, 630, 636.
Dugès 453, 460, 461, 468.
Dybowski 383.

E.

Eberth 188.
Ehlers 177, 179, 184, 188.
Ehrlich 76.
Eisig 201, 204, 205, 206, 207, 209, 212, 215, 248, 249, 664.
Elliot 113.
Engel 410.
Engelmann 80, 94.
Enriques 36, 37, 97, 260, 262, 263, 299, 302, 303, 305, 309, 310, 320, 321, 344, 359, 365, 369, 370, 374, 375, 377, 379, 651, 656.
Entz, Geza 46, 76, 80, 114.
Erlanger 83, 510.
Erlenmeyer 563, 564.
Escherich 504, 516, 519, 520, 525, 539, 558, 566, 597, 608.
Eudes-Deslonchamps 240.

F.

Fabre 490, 495, 508, 542, 543, 635.
Fabre-Domergue 81, 94, 95, 96, 98.
Falloise 361, 365, 367, 372, 373.
Farkas 395, 408, 409, 429, 430, 432, 434, 658, 659, 663.
Fatta 630.
Fauré-Fremiet 99.
Faussek 601, 618, 619, 622.
Faust 240, 484.
Fehrs 73.
Felgentreu 510, 513.
Fernald 500.
Fewkes 248.
Filipjev 91.
Fisch 75, 80.
Fischer 505, 514, 564.
— A. 432.
— E. 18.
— H. 360.
Flechsig 14.
Fleig 359.
Floresco 328, 329, 347, 378, 379, 442.
Foà 35.
Fol 229, 232.
Forel 518, 520, 525, 566, 571, 653.
Francé 76, 80.
Franz 220.
Fredericq 109, 144, 171, 193, 198, 199, 207, 224, 242, 243, 277, 298, 342, 361, 365, 367, 378, 648.
Frenzel 242, 244, 246, 255, 261, 262, 309, 315, 317, 324, 325, 329, 343, 344, 369, 378, 403, 407, 408, 409, 410, 411, 429, 430, 432, 434, 439, 442, 583, 584, 585, 590, 591, 592, 596, 600, 601, 602, 606, 607, 608, 609, 618, 621, 632, 639, 662.
Frey 409, 430.
Fröhlich 586.
Fürth, v. 152, 327, 341, 347, 429, 437, 441, 445, 452, 484.

G.

Gamble 151, 193, 206.
Gaillon 349.
Gamroth 383.
Gartenauer 311.
Gautier, C. 329.
Gazagnaire 545.
Geddes 114.
Gehuchten, van 186, 586, 600, 602, 603, 604, 605, 606, 608, 609, 611, 613, 614, 619, 622, 624, 632, 633.

Gelderd 383.
Geoffroy 441.
Gérard 429, 437.
Gerstäcker 396.
Giaja 299, 405.
Giard 411.
Gilbert 202.
Glaue 183.
Gmelin 640.
Göbel 441.
Göldi 523.
Goette 334.
Goldschmidt 74, 79, 80, 183, 187, 188.
Gompel 299, 405.
Gorka 276, 277, 323, 502, 551, 552, 553, 584, 587, 622.
Gottlieb 80.
Gould 267.
Graber 455, 537, 540, 629.
Graff, v. 114, 149, 151, 152, 153, 157, 174.
Graham-Smith 572.
Gram 108.
Grandis 20, 505, 628, 631.
Grant 310.
Grassi 504, 506, 516, 517, 539, 576, 577, 598, 625, 629, 630.
Gravier 206, 650.
Greeff 443.
Greenwood 49, 58, 59, 61, 62, 64, 65, 66, 68, 69, 70, 89, 92, 94, 97, 112, 114, 125, 141, 146, 147, 200, 654, 655.
Grenacher 123.
Grevillius 499, 500.
Griffiths 242, 277, 329, 357, 361, 367, 463.
Große-Allermann 52, 70.
Groswenor 306.
Gruber 80.
Grützner, v. 32, 479.
Gruner 548, 594, 628.
Gruvel 383, 386, 391, 392, 395, 404, 406, 426, 435, 649.
Guerrini 183, 186.
Guieysse 406, 409, 410, 425, 431, 432, 433, 436, 460, 465, 469, 472, 474.
Gurwitsch 199.

H

Haberland 151.
Hadži 112, 114, 119, 126, 131, 141, 145.
Haeckel 53, 57, 59, 101, 107, 121, 438.
Haecker 46, 66, 342, 643.
Hagemann 263.
Haller 278, 383.
Hamann 123, 236, 244, 246, 254, 255, 261.
Hamburger 81, 83.
Hamill 178.
Hammarsten 13, 14, 15, 17, 29, 221, 277, 327, 329.
Hammer 444.
Hancock 286.
Hanel 191.
Hardy 385, 406, 407, 425, 431, 435.
Haseloff 338.
Harold 323, 328.
Harrington 195, 197.
Hartig 504.
Harting 337.
Harz 498.
Haswell 337.
Hatschek 319, 546.
Haviland 526.
Haycraft 220.
Heckel 639.
Heide, de 338.
Heinrich 353.
Heise, E. u. R. 145.
— 185, 199, 224, 591.
Hemmeter 655.
Hénocque 639.
Henneguy 562, 635.
Henri 231, 254, 255, 365, 369, 372, 373.
Henze 104, 110, 281, 288, 289, 293, 361, 377, 379, 381.
Henseval 549.
Herbst 293, 485.
Herdmann 349.
Hérouard 388.
Herrick 384, 385, 393, 412, 441.
Hertwig 91, 117, 121, 239.
Hescheler 271, 275, 280, 283, 321, 337.
Hess 240.
Hesse R. 119, 134, 204, 249, 334, 491, 493, 541, 543, 555.
— O. 323, 327.
Hensen 191, 202.
Henking 480, 481.
Heymons 446, 482, 485.
Hilzheimer 557.
Hirbach 572.
Höber 26, 37, 38, 430, 436.
Hofer 547.
Hoffmann 502, 549, 550.
Hoffmeister 596.
Holtermann 525.
Holtz 598, 602, 603, 604.
Home 364.
Hoppe-Seyler 33, 402, 403, 405, 442.
Horn 451.
Horváth, v. 627.
Howes 201, 276, 312.
Hoya 511.
Huber 522.
Hudson 493.
Huet 395, 431, 648.
Humbert 488.
Huntemüller 73.
Huxley 384, 393, 397, 401, 402, 427, 437, 440.
Hyde 357, 358, 361.

J.

Jakobi 29.
Jacobj 220.
Jakoby 30.
Janet 565.
Jaquet 475.
Jde Manille, s. Manille Jde.
Jeffreys 267.
Jerke 177, 179, 180, 182, 188.
Jennings 85, 115, 118, 121, 237, 239, 240, 241.
Jensen, H. 30, 56, 57, 60, 67, 178.
Ihering, v. 522.
Johnson 54, 226, 278.
Johnstone 266, 267, 283, 285, 296, 331, 350, 463.
Jordan, H. 3, 140, 142, 145, 147, 191, 192, 193, 208, 210, 212, 214, 264, 302, 308, 309, 397, 402, 404, 409, 410, 413, 414, 415, 416, 417, 418, 420, 421, 422, 423, 424, 427, 428, 430, 431, 433, 436, 437, 487, 491, 492, 536, 537, 538, 541, 543, 591, 605, 617, 646, 655, 660, 668.
Joseph 200, 430.
Jost 531.
Joubin 357.
Jourdain 389, 484.
Jourdan 261.
Joyeux-Laffnie 445.
Judeich 528, 529, 497,
Jwanzoff 116.

K.

Katz 452.
Karsten 329, 347,
Keeble 151.
Keferstein 331, 364.
Keller 110.
Kellmann 350.
Kellner 496, 596, 626, 637.
Kelly 441.
Kemnitz, v. 187, 188, 189, 666.
Kennel, v. 156.
Keysserlitz 217, 224.
Khainsky 62, 71, 73, 93, 94, 97, 655.
Kirbach 572.
Kirch 438.
Kirkland 500.

Kjeldahl 258, 263, 304, 428, 516.
Klebs 75, 76, 78.
Knorrich 381.
Knüppel 547.
Kobert 31, 33, 34, 170, 171, 175, 185, 186, 404, 446, 451, 463, 466.
König 510.
Kolbe 540.
Köppen 498.
Koschevnikov 635.
Korentschewsky 43.
Kowalewsky 217, 224, 589, 636.
Kräpelin 561, 572, 573.
Krause 357, 358, 360, 361.
Kronfeld 513.
Krukenberg 64, 109, 140, 141, 146, 193, 199, 207, 230, 231, 242, 245, 277, 298, 301, 314, 329, 347, 366, 403, 462, 590, 654.
Krummacher 638.
Küchenmeister 167.
Kükenthal 193, 201, 202, 203, 226.
Külz 13.
Künkel 269.
Künnsberg, v. 477, 478, 649.
Kupffer 547.
Küster 528, 529.
Kutscher 80.

L.

Laar, v. 505.
Lacaze-Duthiers, de 231, 390, 435, 668.
Lafayette 285, 289, 323, 328.
Lagerheim 499.
Lampert 506.
Landois 635.
Landwehr 323.
Lang 45, 57, 67, 72, 74, 81, 87, 90, 91, 100, 149, 154, 155, 162, 205, 241, 258, 271, 277, 283, 312, 532, 647.
Langer 171, 564, 590.
Launoy 509.
Lebert 463.
Leconte 465, 473.
Le Dantec 62, 69, 94.
Ledoux 220.
Légér 602, 632.
Legrand du Saulle 530.
Lehnert 150.
Lemoine 412.
Lendenfeld, v. 104, 107, 115.
Léon 598.
Lereboullet 383, 409, 430.
Lesser, E. J. 198, 203.
Leuckart 167, 183, 217, 220, 221, 409, 430, 510, 514, 566.
Leunis 120, 217, 443, 476, 485, 492, 500, 502, 510, 630.
Levy 298, 300, 301, 302, 323, 325, 329.
Leydig 439, 544, 636.
Lichtenstein 531.
Lieberkühn 658.
Liebermann 627.
Linden, v. 23, 499, 531, 532, 589, 599, 600, 616, 622, 633, 640.
Lindner 408.
List 256, 336, 340, 343, 344, 349, 656.
Lister 268.
Livon 357, 360, 362, 374.
Lo Bianco 360.
Loeb 119, 183, 221, 649.
Loeper 98, 174.
Lohmann 104, 232, 381.
Loisel 107, 273.
Loman 457, 459, 465, 469.
Looß 176, 177, 181, 182, 185, 187, 188, 645.
Lovèn 343.
Lowe 267.
Luca, de 292, 293.
Ludwig 217, 226, 236, 246, 257, 383, 443, 476, 485.
Lussana 183.

M.

Maas 105.
Macallum 169.
Mac Dougall 385, 406, 431.
Macé 167.
Mac Leod 451.
Mac Munn 309, 329, 347, 379, 442.
Mac Murrich 428, 431, 432.
Maillard 341.
Malard 212.
Maly 286, 288, 294.
Man, de 179.
Manca 630.
Manille, Jde 411.
Mankiewicz 530.
Maquenne 13, 32.
Malaquin 210.
Marcellin 242.
Marshall 114, 125, 137.
Martin 152.
Martini 184, 186, 188.
Masterman 107.
Mast 81, 84.
Maupas 81, 82, 91, 95, 98.
Mayer 383, 392, 397, 411, 412.
Mazzarelli 314, 320.
Meckel 409, 430, 447, 450, 609.
Mégnin 476, 531.
Meinert 544, 566, 572.
Meisenheimer 273, 275.
Meißner 65, 67, 69, 96, 654.
Mendel 285, 289, 300, 323, 328.
Menge 444, 450, 453, 475.
Mense 176.
Merian 450.
Mesnil 95, 142, 144, 145, 162.
Metalnikoff 20, 98, 507, 592, 593, 596, 597, 616, 622, 623, 628, 631, 655.
Metschnikoff 94, 107, 110, 124, 126, 128, 131, 139, 144, 148, 159, 160, 161, 162, 610.
Metzer 570, 621.
Miall 496, 533, 537, 546, 554, 619, 620, 624, 631.
Miller 28.
Milne-Edwards 245, 425, 468, 554, 609.
Mingazzini 172, 545, 587, 588, 607, 618, 619, 620, 622, 623, 632.
Minne 193, 198, 202, 203, 648.
Minot 618, 620.
Mitchell 452.
Mitra 339, 341.
Mitsukuri 336.
Moggridge 520.
Molin 510.
Möller 518, 523.
Moquin-Tandon 270.
Möbius 383.
Mocquard 400, 401, 402, 424.
Moleschott 438.
Monti, Rina 277.
Moore 405.
Moritz 268, 296, 298, 299, 300, 304, 305, 306, 315, 319, 322, 324, 341, 591, 593, 596, 599, 626.
Morse 235.
Morel 221.
Mouton 54, 62, 63, 64, 66, 95, 642, 655.
Müller, F. 133, 141, 383, 385, 501.
— Hermann 508.
— J. 33.
Müllerhoff 510.
Murlin 404, 405, 411, 431, 435, 437, 439.
Murschhauser 410.
Muzio 20, 505, 628, 631.

N.

Nagel 118, 120, 492, 543, 537.
Neumeister 220.
Narbel 223.
Nauck 402.
Nicolle 445.
Nierenstein 85, 91, 93, 94, 96, 97, 98, 295, 654, 655, 656, 665.
Nitsche 497, 528, 529.
Noll 123, 248.
Nordenskiöld 478, 479.

Nowikoff 392, 394, 406, 407, 425, 431.
Nüßlin 497.
Nußbaum 146, 309, 394, 406.
Nuttal 477.

O.

Oudemans 601.
Oppler (Pincus) 220.
Oppenheim 172, 175.
Ostwald, Wi. 1, 27.
Oswald 280, 283, 284.

P.

Pacaut 277, 278, 279, 299, 302, 323.
Packard 535, 545, 548, 558, 561, 584, 616, 618, 620, 624, 634.
Pagenstecher 477, 610.
Paladino 329, 330, 379, 442, 443.
Paneth 658.
Pantel 530.
Parastschuck 29.
Panceri 285, 287, 288, 291, 292, 293.
Parker 105, 113, 124, 138, 141, 337.
Pauly 113, 118, 127, 148, 643.
Pawlow 24, 29, 302, 373.
Pearl 150, 153.
Pearse 120.
Peckham 508.
Pekelharing 105.
Peligot 626, 637.
Pelouze 624.
Penard 52, 71.
Pérez 635.
Perier 277.
Perris 504.
Peters 611.
Petersen 514, 564, 589, 590, 591, 594, 599, 604, 610, 612, 613, 616, 624, 625, 632, 634.
Petrunkewitsch 552.
Petsch 526.
Pfeffer 59, 62.
Pfurtscheller 571.
Phisalix 445.
Pictet 498, 499, 500.
Pincus 220.
Planta, v. 510, 512, 515, 563, 564.
Plate, 91, 443, 646.
Plateau 394, 444, 453, 455, 457, 459, 462, 463, 465, 466, 468, 470, 482, 485, 486, 493, 530, 537, 541, 543, 545, 546, 547, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 588, 590, 592, 593, 594, 596, 598, 599, 606, 608, 609, 616, 621, 624, 625, 626, 629, 632, 639, 663.
Polara 41.
Poli 338.
Policard 221.
Pontallié 192, 193.
Porta 584, 591, 594, 639, 640.
Portier 117, 543, 544, 556, 591, 598.
Pratt 137, 141.
Preyer 289.
Prouho 248.
Provazek 94, 96, 612, 656.
Przibram 640.
Pütter 23, 45, 104, 106, 114, 223, 224, 381.
Puységur 349.

Q.

Quajat 498, 537, 632.
Quincke 50.

R.

Raehlmann 18.
Raillet 167.
Ramdohr 468.
Ramme 544, 551, 556.
Rath, vom 601.
Ratzeburg 497, 626.
Rauschenplat 113.
Rauther 179, 182, 183, 184, 186, 187, 190.
Rawitz 357.
Ray-Lankester 113, 114, 131, 231, 349.
Réaumur 285, 441.
Redeke 330.
Reid 32, 38.
Reiß 405.
Rengel 603, 606, 607, 608, 632.
Rhumbler 46, 48, 49, 50, 52, 59, 61, 64, 67, 71.
Ribaucourt, de 192, 198.
Richet 117.
Rijnberk, van 341.
Roaf 144, 243, 254, 295, 342.
Robinet 197.
Röhmann 297, 300, 324.
Rösel von Rosenhof 427.
Rosenfeld 437.
Rosenstadt 411.
Roule 229.
Roux 13, 32.
Rungius 556.
Růžička 20.

S.

Sabatier 343, 346.
Sabbatani 477.
Sachs, J. v. 1.
— H. 452.
Saint-Hilaire 162, 163, 164, 203, 204, 255, 292, 293, 309, 374, 410, 427, 436, 654, 665, 666.
Sajó 510.
Sako 496, 596, 626.
Salkowsky 30.
Samson 476, 478.
Sandias 504, 516, 630.
Saunders 62, 64, 93, 94, 655.
Sauvage 349.
Savigny 571.
Saville Kent 74, 77.
Sawano 496, 596, 626.
Sawjalow 29.
Scott 248.
Schäffer 85, 90, 95, 96, 654.
Schäppi 121, 127, 141, 207, 214, 216.
Schaudinn 58, 62, 65, 67, 69, 71, 72, 80, 574, 575, 576, 577, 578, 579, 598, 607, 612, 618, 619, 622, 624, 625, 629, 650, 665.
Schenk 52.
Schewiakoff 83.
Schiemenz 237, 240, 295, 514, 561, 563, 564, 568, 569, 610, 613, 618.
Schilling 79.
Schimkewitsch 189, 447, 450, 451, 455, 457, 467, 471, 473, 585.
Schimmer 602, 604, 607, 617.
Schimper 501, 502, 523.
Schlemm 402, 438.
Schlüter 552, 632, 638.
Schmarda 386.
Schmidt, C. 441.
— O. 258, 359.
Schneider, v. 512.
— A. 178, 180, 182, 184, 185, 186, 187, 188, 457, 610.
— G. 185, 202, 203, 231.
— K. C. 101, 102, 103, 104, 116, 117, 126, 127, 136, 146, 148, 152, 160, 161, 186, 187, 189, 199, 200, 224, 244, 409, 660.
— R. 231.
Schönfeld 510, 512, 514, 515, 559, 563, 564, 568, 569, 570, 579, 630, 632, 637.
Schönichen 508.
Schönlein 286, 287, 292, 293.
Schulgin 235.
Schultz, Eug. 164.
Schulz, Fr. N. 288, 289, 291, 293, 304, 329, 667.
Schulze, E. 14.
— Fr. E. 110, 127, 148.
— M. 55.
Seeliger 228, 230.
Seillière 278, 300, 324, 595.

Selenka 214.
Sellier 365, 367, 372, 373, 404.
Semiehon 604, 605, 635.
Semon 288.
Semper 257.
Serves, Marcel de 588.
Setti 209, 210.
Sharp 493, 496.
Sieber 20, 507, 592, 593, 596, 628, 631.
Siebold v. 229, 455, 466, 564.
Simon 463.
Simroth 266, 267, 290, 295, 303, 318, 320, 620.
Sinclair 482, 484.
Sinéty, de 552.
Sirodot 545, 547, 606, 608, 616, 617, 639, 648.
Sitowski 21, 505, 506, 589, 592, 593, 596, 615, 616, 629, 632, 635, 636.
Sjostedt 526.
Slowtzoff 327, 630.
Smith 160,
— 183, 649.
Sollas 275.
Sommer 167, 168.
Somogyi 277, 278.
Sowerby 267.
Soxhlet, v. 410.
Spieß 44, 217, 220, 223, 225, 667.
Spindler 452.
Stäheli 541.
Stähli 644.
Stahl 60, 268, 270.
Stamati 394, 402, 405, 412.
Staniewiez 96, 99, 654.
Starkenstein 231.
Stassano 178.
Stein 83.
Steinmann 155.
Stenta 334.
Steudel 309, 487, 589, 604, 605, 608, 609, 612, 617, 618, 623, 632, 659, 660, 662.
Stirling 223.
Štole 55, 62, 64, 65, 67, 69, 71, 72, 73, 654, 665.
Stone 242, 243.
Stoppenbrink 163, 164.
Straßburger, E. 501.
Strassen, O. zur 187.
Straus 591, 593, 594, 595, 621, 625, 636, 637.
Striekland 477.
Stübel 304.
Szüts 202.

Tappeiner 278.
Tasehenberg 198, 444, 446, 448, 450, 482, 492, 493, 502, 529.
Thiele 336.
Thor 480, 481, 646.
Toldt 183.
Toppe 115, 116, 117.
Topsent 107.
Trendelenburg 114.
Treviranus 468.
Trommer 278.
Trosehel 286, 287, 288, 291, 292, 293.
Tümpel 586.
Tursini 427.

U.

Uexküll, v. 7, 84, 113, 119, 121, 122, 237, 246, 247, 248, 360.
Ulmer 559.
Umber 29.
Unna 505.
Unger 627.
Ureeh 626, 637.

V.

Vaillant 191, 192.
Vángel 552, 615, 622.
Varigny, de 362, 445.
Verhoeff 485, 486.
Verson 498, 537, 632.
Verworn 48, 55, 57, 58, 59, 60, 92.
Vigelius 366, 369.
Vigier 277, 278, 279, 299, 302, 323.
Vignon 604.
Villard 640.
Villon 632.
Vitzou 395, 434, 438, 440, 441.
Vlès 341.
Voeltzkow 168, 170.
Vogel 544.
Vogt 458.
Voigt 164.
Voinov 604, 616, 622.
Voit 347.
Vosmaer 105.
Vosseler 506.

W.

Wagner 231.
Wallengreen 93, 94, 97, 347, 395, 434.
Walter, A. 446.
Wasmann, A. 455, 468, 470, —, E. 517, 521, 522.
Weber, Max 308, 316, 404, 409, 411, 427, 430, 432, 433, 436, 438.
Wedde 582.
Weinland 21, 30, 34, 35, 42, 170, 174, 175, 178, 495, 498, 532, 542, 543, 584, 586, 589, 594, 615, 632, 635, 638, 639, 666.
Weismann 542, 544, 648.
Weiß 231.
Werner 586.
Westberg 448, 453.
Wheeler 518, 519.
Wieke, Bertha 326.
Widmark 133.
Wielowiejski, v. 634, 635.
Wilde 553, 554.
Wilhelmi 149, 150, 152, 153, 154, 159, 161, 163, 164, 647, 657.
Will 115, 561.
Willem 128, 129, 140, 147, 193, 198, 202, 203, 648.
Williams 384, 402, 424.
Wilson 137, 452.
Withney 114.
Witzgall 510, 513.
Wolff, M. 116, 381, 512, 558, 560, 561, 562, 564.
Woltereek 381, 382, 438.
Wright 169, 306.

Y.

Yasuda 38.
Yerkes 121.
Yung 268, 270, 277, 297, 298, 300, 301, 306, 316, 322, 323, 327, 458, 662.

Z.

Zaeharias 77.
Zander 510, 514, 559, 564, 570.
Zemlitsehka 108.
Zerneeke 173.
Ziegler 343, 601.
Zander 621.
Zopf 52, 72.

Sachverzeichnis

von

Gottwalt Chr. Hirsch.

Zur Beachtung: Dieses Buch handelt von der Physiologie größerer Tiergruppen. Somit sind nur bei solchen nähere Bezeichnungen zu den Seitenzahlen gegeben.

Daher: Beim Aufsuchen eines Tieres schlage man die in Klammern beigefügte höhere Ordnung auch noch auf. Dort stehen dann nähere Bezeichnungen.

Vornehmlich beachtet wurden bei diesem Register vergleichende Zusammenfassungen. Zum Beispiel: Greifwerkzeuge, Partikelfresser, Saugwerkzeuge, Bohrwerkzeuge, Gifte, Symbiose, Nahrung, Nahrungserwerb, Parasiten, Kauwerkzeuge, Hungererscheinungen, Lebensweise, Drüsen usw.

A.

Aal, s. Anguilliden.
Aasfresser, s. auch Necrophorus.
— Crustaceen 380, 383, 384.
— Decapoden 384.
— Gastropoden 267, 280.
— Insekten 489, 494—495, 530, 551, 553.
— Isopoden 383.
— Ostracoden 383.
— Turbellarien 150—151.
Aaspflanzen 495, 530.
Abdominaldrüse, Arachnoidea 461, 466, 468, 470, 472—475.
— Araneiden 461, 462, 463, 466, 468, 470, 472, 473, 474, 475.
Aberration, durch Futterwechsel (Insekten) 499.
Abfallstoffe, s. Kot.
Abraxas 498.
Absorbierten Nahrung, weiteres Schicksal der, s. Absorpta.
Absorpta (im Buch unter: „Weiteres Schicksal der absorbierten Nahrung").
— Acarina, parasitische 480.
— Allgemeines 41, 42, 663.
Absorpta Arachnoidea 472 bis 475.
— Cephalopoden 376.
— Cölenteraten 147, 663.
— Crustaceen 434—435.
— Flagellaten 79.
— Gastropoden 321—327.
— Holothurien 245, 265—266, 663.
— Infusorien 97.
— Insekten 631—640.
— Isopoden 432, 435.
— Lamellibranchier 347.
— Malaeostraken 434—435.
— Nematoden 188.
— Oligochäten 202.
— Polychäten 214—216.
— Sareodinen 71.
— Säugetiere 41.
— Schwämme 110, 663.
— Seeigel 256, 663.
— Seesterne 245, 663.
— Skorpionina 466, 469.
— Trematoden 170.
— Turbellarien 163.
— Zusammenfassung und Vergleichung 663.
Absorption (Resorption).
— Acarina, freilebende 481.
— Allgemeines 35—39, 658.
— Anneliden (allgemein) 430.
— Arachnoidea 468, 469.
Absorption Araneiden 468.
— Ascidien 230, 231.
— Brachiopoden 235.
— Cephalopoden 373, 376, 651.
— Cestoden 172.
— Cirripedien 435.
— Cladoceren 431.
— Cölenteraten 146.
— Coleoptera 615, 616, 617, 618, 622.
— Copepoden 431.
— Crustaceen 428—433, 435, 436, 476.
— Decapoden 429, 433.
— Diplopoden 482, 487, 488.
— Diptera 614, 615, 616, 622.
— Entomostraken 428, 431.
— Gastropoden 310—318, 319.
— Hirudineen 224, 225.
— Holothurien 38, 263, 265.
— Hymenoptera 613, 618.
— Infusorien 97.
— Insekten 430, 487, 552, 556, 599, 600, 603, 613—618, 621, 622—623, 659.
— Isopoden 431—432.
— Lamellibranchier 343, 347.
— Lepidopteren 614, 615, 618.
— Malacostraken 428, 429, 433.
— Myriapoden 487—488.

Absorption Nematoden 187, 659.
— Neuroptera 613, 618.
— Oligochäten 199, 200—201.
— Orthoptera 616, 617, 623.
— Phalangiden 468.
— Polychäten 210—213.
— Sarcodinen 70.
— Säugetiere 38—39.
— Schlangensterne 246.
— Seeigel 255, 256.
— Seesterne 241, 243—245.
— Skorpionina 469.
— Solifugiden 468.
— Trematoden 170.
— Tunicaten 230, 231.
— Turbellarien 163.
— Zusammenfassung und Vergleichung 656—663.
Absorptionsfibrillen, Decapoden 430.
Absorptionsstadium (s. auch Sekretionsstadium),
— Insekten(Mitteldarm,Cöka) 618, (Enddarm) 623.
— Myriapoden (Mitteldarm) 487.
Absorptionszellen, s. Absorption.
— Zusammenfassung und Vergleichung 658.
Abyoida 383.
Acantharien 57.
Acanthia (Hemiptera) 630.
Acanthocephalen **175**, s. auch Echinorhynchus.
Acarina, s. auch Acarina, freilebende; Acarina, parasitische; Arachnoidea.
— Lebensweise 443, 475, 480.
— Nahrungsaufnahme 475, 646.
Acarina, freilebende:
— — Absorption 481.
— — Assimilation 482.
— — Außenverdauung 480, 481.
— — Blinddarm 481.
— — Cheliceren 480.
— — Darm 481, 482.
— — Exkretion 481.
— — Fett (Mitteldarm) 481.
— — Gift 481.
— — Hungererscheinungen 482.
— — Magen 481.
— — Mitteldarm 481, 482.
— — Mundwerkzeuge 480.
— — Nahrung, Nahrungsaufnahme 480—481, 646.
— — Ösophagus 480—481.
— — Phagocytose 482.
— — Pharynx 478-479.
— — Reserven 482.
— — Reuse 481.
— — Saugmagen 480.
Acarina, freilebende, Saugwerkzeuge 480—481.
— — Sekretion des verdauenden Saftes 481.
— — Speicheldrüsen 481.
— — Verdauung 480, 481, 656.
— — Zentralmagen 481.
Acarina, parasitische:
— — Absorpta 480.
— — After 480.
— — Anticoagulin 477—479, 649.
— — Blinddärme 479.
— — Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta in die, 488.
— — Blutverdauung 479, 656.
— — Bohrwerkzeuge 476.
— — Cardia 479.
— — Cheliceren 477.
— — Darm 479, 480.
— — Drüsen 476-477.
— — Einbohren 476—477.
— — Eiweißzellen (Speicheldrüsen 478.
— — Exkretion 479, 480.
— — Hämatoidin (als Verdauungsprodukt) 479.
— — Haftapparat 476—477.
— — Hungererscheinungen 476, 480.
— — Ixodin 477—479.
— — Kot 480.
— — Lebensweise 475—478.
— — Magen 479.
— — Mitteldarm 479, 480.
— — Mund 475, 478.
— — Mundwerkzeuge 476, 477.
— — Nahrung 476.
— — Nahrungsaufnahme 475—478.
— — Ösophagus 477, 478, 479.
— — Parasiten 475—480.
— — Pedipalpen 476.
— — Peristaltik (Darm) 480.
— — Phagocytose (in Mitteldarm) 479.
— — Pseudopodien (bei der Phagocytose) 479, 480.
— — Reserven 480.
— — Rüssel 476.
— — Saugwerkzeuge 476—477, 478—479.
— — Schleimzellen (Speicheldrüsen) 478.
— — Sekret, die Blutgerinnung hemmend 477—479.
— — Speicheldrüsen 477, 478.
— — Stilette 477.
— — Verdauung 478, 479, 656.
— — Vorverdauung 479.
Acartia 382, 396.
Acherontia, (Lepidoptera) 527.
Achrooamylase, s. Amylase.
Achroodextrine, Allgemeines 15, 32.
Achrooglykogen, Gastropoden 323.
Acidalbumin, Allgemeines 28.
Acilius 550.
Acineten, s. Suctoria.
Acoela, s. Turbellarien.
Acontien, Cölenteraten 140, 142.
Acraspedae, s. Cölenteraten und Aurelia.
Acrembolischer Rüssel, Gastropoden 280.
Acridier (Orthoptera) 541, 545, 547, 551, 552, 553, 584, 586, 609, 616, 626.
Acridium 496.
Acromyrmex **522**.
Actiniaria, (Cölenteraten) **137**.
Actinien (Cölenteraten) 112, 113, 114, 134, 139, 140, 141, 144, 147, 148, 643, 657.
Actinophrys (Sarcodinen) 65, 75.
Actinophrys als Nahrung 110.
Actinosphärium (Sarcodinen) 46, 54, 57, 59, 65, 67, 68, 69, 71, 643, 654.
Actinozoa, s. Cölenteraten.
Adamsia (Cölenteraten) 145, 390.
Adhäsion bei Nahrungsaufnahme, Sarcodinen, s. diese.
Adipoides Drüsengewebe, Termiten- und Ameisengäste 522.
Aenia 509.
Aeolidier (Gastropoden und Opisthobranchiata) 305, 314.
Aeolidier als Wirte 269.
Aeolis (Gastropoden und Opisthobranchiata) 267, 272.
Aeschna (Orthoptera) 493, 541, 555, 604, 616, 618, 619, 622, 624.
Aesculin, Verdauung durch Bombyx 595.
Aethalium 60.
Ätherextrakt, Lumbricus 203.
After, s. auch Enddarm, Zellafter.
— Acarina, parasitische 480.
— Arachnoiden 470, 471, 474.
— Araneiden 471.
— Ascidien 230.

After, Brachiopoden 235.
— Cephalopoden 376—377.
— Cölenteraten 146.
— Crustaceen 380, 390, 433, 434.
— Echinodermen(allgemeines) 236.
— Gastropoden 269, 318, 320.
— Hirudineen 224, 225.
— Holothurien 257, 260, 265.
— Insekten 425, 426, 624.
— Lamellibranchier 330, 345, 346, 376.
— Myriapoden 488.
— Nematoden 188.
— Nemertinen 174, 175.
— Oligochaeten 201.
— Phalangiden 471.
— Polychäten 214.
— Schlangensterne 246, 247.
— Schwämme 101.
— Seeigel 247, 253, 256.
— Seesterne 236, 239, 242. 245.
— Skorpione 471.
— Turbellarien 164.
— Würmer, höhere 175.
Agenia 508.
Agglutination, Bakterienaufnahme durch, Sareodinen 54.
Aggregation in der Nahrungsvakuole bei Infusorien 92, 93.
Aglossa (s. Lepidoptera und Insekten) 500.
— s. Lamellibranchiata.
Agrion (s. Orthoptera) 555.
Aiptasia (s. Cölenteraten, Anthozoen) 140.
Aktinophrys, s. Aetinophrys.
Aktinosphärium, s. Aetinosphärium.
Albumin im Säurespeichel von Dolium 286.
— Allgemeines 19.
Albuminoide, s. Eiweiss.
— Allgemeines 17, 20.
— Crustaceen (absorbiert) 438.
Albumoide, s. Keratin, Kollagen.
Albumosen, Bildung, s. auch Protease.
— Allgemeines 28.
— Decapoden, Bildung durch 403, 404.
— Fällung (Allgemeines) 28.
— Hirudineen (Hirudin) 220.
— Bildung durch Insekten 591.
— Isopoden (absorbiert) 432.
— Schwämme, Bildung durch 109.
— Seesterne, Bildung durch 242.
Albumosen als Nahrung 495.
Aleippe (Crustaceen, Cirripedien) 386, 387.
Aleyonarier (Cölenteraten) 135, 141.
Aleyonium (Cölenteraten) 136, 137.
Algen, s. auch Zooxanthellen, Zoochlorellen.
— Stoffwechsel 381.
Algen als Nahrung 46, 73, 94, 150, 226, 268, 382.
Alkali s. Reaktion.
Alkalialbuminate, Verdauungsprodukt bei Decapoden 404.
Alkalische Reaktion, s. Reaktion.
Alkaloid (Speichelgift der Cephalopoden) 361.
Alloeoeöla, s. Turbellarien.
Allolobophora (Oligochäten) 198.
Alveolenzellen, s. auch Absorption u. Absorptionszellen.
— Crustaceen (Reservestoffe) 430, 437.
— Decapoden (Absorption) 430.
Amara (Coleoptera) 496.
Amaurobius (Arachnoidea, Araneiden) 447, 453, 455, 456, 457, 463, 467.
Amazone, s. Polyergus.
Ambulakralten takeln, Haarsterne 247.
Ameisen, s. Formicidae.
Ameisenfresser, s. Myrmecophagiden.
Ameisengäste 521—522, 526—527.
Ameisenlöwe, s. Myrmeleon.
Ameisenpflanzen 511.
Ameisensäure,
— Honig 510, 511.
— Hymenoptera 511, 563.
— Zusammenfassung und Vergleichung 648.
Amidulin, Allgemeines 32.
Aminobernsteinsäure, s. auch Asparaginsäure.
Aminocapronsäure, s. auch Leucin.
— Allgemeines 18.
Aminoessigsäure, Allgemeines 43.
Aminosäuren, s. auch Alanin, Asparaginsäure, Leucin, Tyrosin, Tryptophan.
— Absorption (Säugetiere) 41.
— Allgemeines 17, 29.
— Cephalopoden (Verdauungsprodukt) 366.
Aminosäuren, Decapoden (Verdauungsprodukt) 404.
— Gastropoden 329.
— des Hornes 505.
— Insekten (Verdauungsprodukt) 591.
— Schwämme (Verdauungsprodukt) 109.
Ammoecötes 642.
Ammoniak, Cephalopoden (Verdauungsprodukt) 367.
— — (absorbiert) 376.
Ammophila (Hymenoptera) 508.
Amöba (Sareodinen) 21, 46, 48, 50, 53, 55, 60, 61, 64, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 90, 97, 642, 643, 654, 660.
Amöben als Nahrung 85, 90.
Amöbocyten, s. Phagocyten, Phagocytose, Wanderzellen.
Amphibien als Nahrung 489.
Amphichörus 159.
Amphicteniden (Polychäten) 216.
Amphineuren (Gastropoden).
— Speicheldrüsen 278.
Amphioxus,
— Nahrungsaufnahme 334, 642.
— Schleim-Flimmerorgane 231.
Amphipoden, s. auch Malacostraken, Arthrostraken.
— Allgemeines 34.
— Drüsenfilter 417.
— Lebensweise 380.
— Mitteldarmdrüse 411.
— Nahrung 383.
— Nahrungserwerb 386, 388.
— Parasiten 387.
— Sekretion des verdauenden Saftes 411.
Amphipoden als Nahrung 204, 383.
Amphiura (Schlangensterne) 246.
Amphiura als Wirt 246, 388.
Ampulle, s. auch Mitteldarm, Enddarm, Blinddarm.
— Filter bei Aphrodite 211.
Amygdalin, Decapoden (Verdauung) 405.
— Gastropoden (Verdauung durch Speichel) 278.
— Nematoden (Spaltung) 186.
Amylase, s. auch Glykogenase, Ptyalin.
— Actinia 144.
— Allgemeines 27, 32.
— Arachnoidea 456, 464, 465, 466.

Amylase, Araneiden 456, 464, 465, 466.
— Ascidien 231.
— Cephalopoden 361, 362, 367, 369, 372.
— Cestoden 171, 172.
— Cölenteraten 144, 145.
— Coleoptera 592, 593, 594, 597.
— Crustaceen 395, 405, 435.
— Decapoden 405.
— Diptera 594.
— Echinorhynchus 175.
— Flagellaten 79.
— Gastropoden (Pflanzenfresser): Speichel 276, 277, 278.
— — (Fleischfresser): Speichel 285.
— — (Kropf) 298.
— — (Verdauungssaft) 295, 298, 299, 303.
— Hemiptera 548, 628.
— Holothurien 261.
— Hymenoptera 563, 594.
— Infusorien 95.
— Insekten (Speicheldrüsen): 545, 548, 549, 552, 563.
— — (Mitteldarm): 592—595, 597, 598, 648.
— Isopoden (Speicheldrüse) 395, (Darm) 405.
— Lamellibranchier 341, 342, 656.
— Lepidoptera 593.
— Myriapoden 485, 487.
— Nematoden 186.
— Oligochäten 193, 199.
— Orthoptera 548, 552, 594.
— Phalangiden 464.
— Polychäten 207, 208.
— Sarcodinen 66.
— Schwämme 109, 654.
— Seeigel 254, 255.
— Seesterne 243.
— Trematoden 170.
— Tunicaten 231.
— Turbellarien 163.
— Zusammenfassung und Vergleichung 648, 654.
Amylodextrin, Entstehung durch Amylase 32.
Amyloid bei Reaktion auf Cellulose 14.
Amylolyse, s. Amylase.
Amylopektin (Stärkecellulose) 13.
— Verdauung durch Amylase 32.
Amylum, s. Stärke.
Anabrus 584.
Anämie hervorgerufen durch: Nematoden 177, 183; Trematoden 167.
Anacrobiose, s. Anoxybiose,
Analdrüsen,
— Gastropoden 319.
— Insekten 624.
Analsipho,
— Ascidien 226.
— Lamellibranchier 345—346.
Anatina (Lamellibranchiaten) 285.
Anbohren, s. Einbohren.
Ancylostoma (Nematoden) 176, 177, 178, 179, 182, 183, 184, 185, 187, 188, 645, 648, 649.
Andrena (Hymenoptera) 562.
Androctonus (Skorpionina) 445.
Anemonia (Cölenteraten) 119, 138, 139, 142, 145, 146, 148.
Angel, s. Mundwerkzeuge.
Angiostomiden (Nematoden) 176.
Anguilluliden (Nematoden) 176.
Anguilluliden als Wirte 204.
Anheften, s. Haftapparate, Saugwerkzeuge, Saugfüße, Saugnäpfe, Pedicellarien.
Ankylostoma, s. Ancylostoma.
Anneliden, s. Oligochäten, Polychäten, Hirudineen.
— Absorpta, Zusammenfassung und Vergleichung 664.
Anneliden als Nahrung 150, 204, 248, 383.
Anobium (Coleoptera) 504, 597, 608.
Anodonta (Lamellibranchiata) 331, 332, **333, 337,** 339, 341, 346, 347.
Anomala (Coleoptera) 555.
Anomia (Lamellibranchiaten) 331, 335.
Anopheles (Diptera) 576, 577, 578, 598, 611, 629.
Anophthalmus (Coleoptera) 545.
Anoxybiose,
— Infusorien (Paramylumverbrauch) 99.
— Nematoden (Glykogenverbrauch) 189.
— Oligochäten (Glykogenverbrauch) 203.
Antennen, s. Mund, Mundwerkzeuge, Nahrungsaufnahme.
Anthea (Cölenteraten, Anthozoen) 114.
Anthophysa (Flagellaten) 79.
Anthozoen, (Cölenteraten und die Species der Anthoz.) 114, 118, **134,** 642.
Anthraconema (Nematoden) 187.
Anthrenus (Coleoptera) 495, 589.
Anticoagulin,
— Acarina, parasitische 477—479, 649.
— Allgemeines 649.
— Culiciden 577—578, 649.
— Decapodenblut 404.
— Diptera 577—578, 579, 649.
— Hirudineen 220—224, 649.
— Insekten 577—578, 649.
— Nematoden 183, 649.
— Polychäten 204, 207, 649.
— Zusammenfassung und Vergleichung 649.
Antifermente,
— Allgemeines 30.
— Ascaris 178.
— Cestoden 178.
— Diptera 178.
— Nematoden 178.
— Parasiten (Ascaris) 178.
— Säugetiere 178.
Antipatharier als Wirt 390.
Antipepsin, s. Antifermente.
Antiperistaltik, Allgemeines 41.
Antitrypsin, s. Antifermente.
Antrum pylori, s. Pylorus.
Anystis (Acarina, freilebende) 480.
Apfelsäure im Honig 510.
Apfelwickler, s. Carpocapsa.
Aphänogaster (Formicidae) 520.
Aphaniptera, Nahrungsaufnahme 530.
Aphiden (Insekten, Rhynchoten) 40, 502, 513, 522, 527, 646, 650.
— Zucht durch Ameisen 520.
Aphiden als Wirte 480.
Aphis 580—583, 627.
Aphodiinen (Termitengast) 522.
Aphrodite (Polychaeten) 204, 206, 207, **208,** 209, **210,** 214, 610, 651, 658, 661, 662, 663.
Aphrophora (Hemiptera) 548, 594, 628, 648.
Apicaria, s. Apiden.
Apiden (Hymenoptera) 361, 509, **510,** 583, 584, 586, 610, 618, 624, 625, 630, 637, 646, 648.
Apis (Hymenoptera) 503, **509** bis **516,** 533, **558**—561, **561—564,** 589, 590, 591, 594, 596, 599, 611, 612, 613, 619, 621, 623, 632, 634, 635, 636.

Aplysia (Gastropoden, Opisthobranchiaten) 268, 286, 295, 296, **297**, 298, 299, 300, 302, 303, 305, 309, **314, 316, 317**, 321, 324, 325, 329, 330, 365, 396, 555, 651, 652, 660.
Apolemia (Cölenteraten, Siphonophoren) 124, 128, 129, 144,
Appendieularien, s. auch Tunicaten.
— Carminfütterung 232.
— Cilien 231, 232.
— Endostyl 231, 232.
— Fanggehäuse 232—233, 642.
— Farbstoffütterung 232.
— Flimmerring 231.
— Gehäuse zum Nahrungsfang 232—233, 642.
— Greifwerkzeuge 231—233.
— Kiemendarm 232.
— Nahrungsaufnahme 231, 642.
— Nahrungsbewegung im Kiemendarm 221—232.
— Ösophagus 232.
— Schleimsekretion (Endostyl) 231.
Apterostigma (Formicidae) 525.
Apterygogenea, s. Insekten, Collembola, Thysanura.
Apus (Crustaceen, Phyllopoden) 383, 424, 427.
Arachnoidea, s. auch Skorpionen, Araneiden, Solifugen, Pseudoskorpionen, Phalangiden, Linguatuliden.
s. auch unter Aearina, die für sich behandelt sind.
— Abdomen 443, 445, 447, 459.
— Abdominaldrüse 461, 466, 468, 470, 472—475.
— Absorpta 472—475.
— Absorption 468, 469.
— After 470, 471, 474.
— Amylase 456, 464, 465, 466.
— Assimilation 466.
— Außenverdauung 453, 456, 646.
— Blinddärme 443, 459, 460, 465, 466, 469, 473.
— Bohrwerkzeuge 476—477.
— Cephalothorax 443.
— Cholesterin 473.
— Darm (s. auch einzelne Darmteile) 661.
— Drüsen, s. Gift, Spinndrüsen, Speicheldrüsen.
— Eiweißreserven 474.
— Enddarm 470—472.
Arachnoidea, Enddarmcöka 471.
— Endoskelett 458.
— Exkretion 470, 471, 475.
— Fallen s. Netze.
— Farbstoffütterung 468, 469.
— Fermente (s. auch die einzelnen Fermente) 33.
— Fermentzellen 468.
— Fettkörper 472—473.
— Fettreserven 465, 466, 467, 472, 473.
— Fleischfresser 443—456.
— Gallenfarbstoffe 474.
— Gallensäure 474.
— Geschmacksorgane 456.
— Giftapparat 445, 450.
— Gifte 445, 446, 449, 450, 451, 452, 650.
— Gifteiweiß 452.
— Glykogenase 473.
— Glycosidspaltung 34.
— Greifwerkzeuge 444, 446, 450—451, 480.
— Guanin im Darm 475.
— Hämolyse 452.
— Haftwerkzeuge 446.
— Harnsäure in der Abdominaldrüse 474, 475.
— Hungererscheinungen 475.
— Immunisierung gegen das Gift 445, 450, 452.
— Invertase 464.
— Kalk, phosphorsaurer, als Reserve 474.
— Katalase 465.
— Klebsekret 448.
— Kloake 471.
— Kot 470—472.
— Kothülle 466, 471, 472.
— Lab 463.
— Lebensweise 443—450.
— Lipase 464.
— Lipoide 473.
— Malpighische Gefäße 460, 470, 471, 472, 473, 475.
— Mitteldarm 459—470, 472 bis 475.
— Mitteldarmdrüse (s. auch Abdominaldrüse) 459, 460, 461, 465, 466, 469—470, 472—475, 666.
— Mund 457.
— Mundbewaffnung 443, 444, 446, 450, 452—454, 476, 477, 480.
— Muskeln des Darmes 458—459.
— Nahrung 444—453, 476, 480.
— Nahrungsaufnahme 444 bis 456, 645.
— Nahrungserwerb 444—453.
— Nahrungswahlvermögen 450.
— Netze 447, 448.
Arachnoidea, Oberlippendrüse 454.
— Ösophagus 457—459.
— Parasiten 443.
— Pedipalpen 453.
— Pedipalpendrüsen 454.
— Peptische Protease 463.
— Peristaltik (Vorderdarm) 458—459.
— — (Darm und Anhänge) 470—489.
— Pharynx 457—459.
— Pharynxdrüse 454, 455.
— Postabdomen 445.
— Protease 454, 456, 462 bis 463, 465, 489.
— Reaktion (Enddarm) 470.
— Reserven (s. auch Fettreserven) 466, 472, 475.
— Saugwerkzeuge 446, 453, 458, 459, 470.
— Sekretion der Giftdrüsen 450, 451.
— — der Speicheldrüse 456.
— — des verdauenden Saftes 465—468, 469.
— Sinneswahrnehmungen 448.
— Sinnesorgane 456.
— Speicheldrüsen 454—456, 647, 648.
— Spinndrüsen 447.
— Tryptische Protease 462.
— Unterkieferdrüsen 455, 456.
— Verdauung 462.
— — intracelluläre 474.
— Vorderdarm 457—459.
— Wasseraufnahme 414, 450.
— Wasserbedarf 444.
— Winterschlaf 475.
Arachnoidea als Nahrung 482, 508.
Arabinose, s. Pentosen.
Aradus, (Hemiptera) 502.
Araneiden, s. auch Arachnoidea, Tetrapneumones und Dipneumones.
— Abdomen 447, 460.
— Abdominaldrüse 461, 462, 463, 466, 468, 470, 472, 473, 474, 475.
— Absorption 468.
— After 471.
— Amylase 456, 464, 466.
— Assimilation 466.
— Außenverdauung 453, 456.
— Blinddärme (d. Kopfbrust) 459, 461, 466, 470, 473, 474, 475.
— Brustcöka s. Blinddarm.
— Calamistrum 447.
— Cephalothorax 460, 473.
— Cholesterin (in der Abdominaldrüse) 473.
— Dilatatoren d. Saugmagens 458.
— Enddarm 471—475.

Araneiden, Exkretion 471.
— Fettkörper 472.
— Fettreserven 466, 467, 473.
— Flaschenzellen 466–468, 473, 474, 475.
— Gift 449.
— Glykogen (Verdauungsprodukt) 473.
— Glykolyse 464.
— Guanin 473.
— Harnsäure in der Abdominaldrüse 474.
— Hungererscheinungen 475.
— Invertase 464.
— Katalase 465.
— Klebsekret 448.
— Kloake 471, 472.
— Konstriktoren d. Saugmagens 459.
— Kot 472.
— Kothülle 466.
— Lab 463.
— Lebensweise 446—450.
— Lipase 464.
— Lipoide als Reserven 473.
— Malpighische Gefäße 471, 473, 475.
— Mitteldarm 461.
— Mitteldarmdrüse, s. Abdominaldrüse und Blinddärme d. Kopfbrust.
— Mund 458.
— Mundbewaffnung 444, 446, 450, 458.
— Nahrung 446—450.
— Nahrungsaufnahme 453 bis 454, 645.
— Nahrungserwerb 446—449.
— Nahrungswahl 450.
— Netze 447, 448, 449.
— Oberlippendrüse 455.
— Ösophagus 457, 458.
— peptische Protease 463.
— Peristaltik (Vorderdarm) 459, (Darm und Anhänge) 470.
— Pharynx 457, 458.
— Pharynxdrüse 455.
— Protease 454, 456, 463.
— Reserven 473.
— Saugmagen 457—459.
— Sekretion des verdauenden Saftes 466.
— Sinnesorgane 456.
— Sinneswahrnehmungen 448.
— Speicheldrüsen 454—456, 647, 648.
— Spinndrüsen 447.
— Spinnetze 448.
— Unterkieferdrüse 455—456.
— Verdauungssaft 462.
— Vorderdarm 457—459.
— Webeklauen 447.
Arbacia (Seeigel) 255, 256.
Arbeiter der Ameisen, s. Formicidae, Hymenoptera.
Arbeiter der Bienen, s. Apiden, Hymenoptera.
— — Termiten, s. Termitidae, Orthoptera.
Arbeitsteilung im höheren Organsystem 5.
Arbutin, Decapoden (Verdauung) 405.
— Gastropoden (Verdauung durch Speichel) 278.
Arcella (Sarcodinen) 62, 73.
Arenicola (Polychäten) 192, 204, 206, 209.
Argas (Acarina parasitische) 477.
Arginase, Allgemeines 29.
Arginin, Allgemeines 29.
— Cephalopoden(Verdauungsprodukt) 367.
— — (absorbiert) 376.
Argininspaltung, s. Arginase.
Argonauta (Cephalopoden) 350, 365.
Argulus (Copepoden, Crustaceen) 387, 388, 424, 425.
Argyroneta (Arachnoidea, Araneiden) 443, 449, 453, 461, 463, 471, 472.
Arion (Gastropoden) 268, 277, 298, 300, 301, 302, 323, 325.
Arion als Nahrung 268.
— — Wirt 176.
Armadillidium (Crustaceen, Isopoden) 428, 429, 431.
Arme, s. auch Nahrungsaufnahme, Tentakeln.
— Brachiopoden 234.
— Haarsterne 247.
Armitermes (Orthoptera, Termitidae) 517, 522.
Artanes (Arachnoiden, Araneiden) 461.
Artemia (Crustaceen, Phyllopoden) 383, 407.
Arthropoden, s. Crustaceen, Arachnoiden, Onychophoren, Myriapoden, Insekten.
— Inulinase (allgemein) 33.
— Raffinase (allgemein) 34.
Arthropoden als Nahrung 489.
Ascaris (s. Nematoden) 171, 176, 177, 178, 179, 183, 186, 184, 185, 189, 664, 666.
Ascidien s. auch Tunicaten.
— Absorption 230, 231.
— After 230.
— Amylase 231.
— Analsipho 226.
— Blinddarm 230.
— Cilien 226—230.
— Darm 230, 231.
— Dorsalfalte 229.
Ascidien, Drüsen des Kiemendarms (Schleim) 229, 230.
— — des Darms 230, 231.
— Egestionssipho 226.
— Eisenfütterung 231.
— Enddarm 230.
— Endostyl 228, 229.
— Epibranchialrinne 229.
— Flimmerring 226.
— Geißelzellen 228, 229.
— Glykogen als Reserve 231.
— Ingestionssipho 226.
— Kiemendarm 226, 227–230.
— Leber 230, 231.
— Magen 230, 231.
— Magencöka 230, 231.
— Mitteldarm 230, 231.
— Mund 226.
— Nahrung 226.
— Nahrungsaufnahme 124, 226—230.
— Nahrungsbewegung im Kiemendarm 226—229.
— Neuraldrüse 229.
— Ösophagus 226—229, 230.
— Peribranchialraum 226.
— Protease 230.
— Pylorusblindsack 230.
— Pylorusdrüse 230, 231.
— Retropharyngealrinne 230.
— Reserven 231.
— Schleimsekretion 226, 228, 229, 230.
— Sekretion des verdauenden Saftes 230, 231.
— Stärke als Reserven 231.
— Tentakelring 226.
— Trypsin 230.
— Verdauung 230.
— Vorderdarm 226—229, 230.
— Zuckerbildung 231.
Ascidien als Nahrung 289.
— als Wirt 269.
Ascidia 231.
Ascoglossen (Gastropoden) 317.
Ascon (Schwämme) 101.
Asellicola (Infusorien, Suctorien) 91, 646.
Asellus (Crustaceen, Isopoden) 383, 411, 426.
Asellus als Nahrung 450.
Asparaginsäure:
— Gastropoden (Speichel) 286—287, 288—289, 293, 649.
— Zusammenfassung und Vergleichung 649.
Aspidochiroten (Holothurien) 257.
Aspidogaster (Trematoden) 168, 170.
Asseln, s. Isopoden.
Assimilate, s. auch Reserven.

Assimilate, Flagellaten 80.
— Polychäten 216.
Assimilation, s. Absorpta.
Assimilation gasförmiger Stoffe, Lepidoptera 23.
Assimilationsprodukte, s. Absorpta und Reserven.
Astacus (Decapoden und Malacostraken) 299, 308, 384, **393, 397,** 408, 435, 436, 438, 440, 442, 486, 644, 651, 652, 658, 659.
Astasia (Flagellaten) 80.
Astata (Hymenoptera) 508.
Asterias (Seesterne) 237, **238,** 239, 242, 243, 289.
Asterias als Nahrung 288.
Asterioidea, s. Seesterne.
Astropecten (Seesterne) 239, 242, 245.
Astropectiniden 239, 643.
Atax (Acarina, freilebende) 587.
Atemeles (Ameisengast) 521.
Ateuchus (Coleoptera) 502.
Athorybia, (Cölenteraten, Siphonophoren) 116.
Atopos (Gastropoden) 318. 320.
Atta (Hymenoptera) 502, 518, 519, **522,** 523, 525.
Attagenus (Coleoptera) 506.
Atyoida (Crustaeeen) 385.
Atypus (Araneiden) 455, 456, 457, 461, 467, 473, 475.
Aufnahme der Nahrung s. Nahrungsaufnahme.
Aufnahmevakuole, s. Vakuole, Verdauungsvakuole. Phagozyten und Ordnungen der Protozoen.
Aulastoma (Hirudineen) 226, s. auch Hämopis.
Aulastomum als Nahrung 491.
Aufgußtiere, s. Infusorien.
Aurelia (Cölenteraten) 113, 133, 134.
Außenverdauung,
— Acarina, freilebende 480, 481.
— Araneiden 453, 456, 646.
— Coleoptera 542, 543, 544, 665.
— Diptera 542, 544, 578, 645.
— Gastropoden 285, 289, 291.
— Insekten 542, 544, 578, 645.
— Nematoden 183, 645.
— Neuroptera 544, 646.
— Oligochäten 193.
— Sareodinen 53.
— Seesterne 240—242.
— Zusammenfassung und Vergleichung 645, 650.
Austern (Lamellibranchiaten) 330, 331.
Austern, grüne, von Marenne 348.
Auswahl der Nahrung, s. Nahrungswahlvermögen.
Autodigestion, s. Autolyse.
Autolyse,
— Cephalopodenleber 366.
— Gastropoden 304.
— Holothurien 260.
Avicularia (Arachnoiden, Araneiden) 450, 453.
Axonolaimus (Nematoden) 185.
Axopodien, Sarcodinen 55, 57, 58.
Azteca (Formicidae) 501.
Azygobranchiata (Gastropoden, Prosobranchiata) 279, 319.

B.

Bakterien als Nahrung 45, 54, 63, 73, 74, 76, 78, 80, 81, 85, 104, 109, 145, 381, 382.
Bakterienzoogloeen als Nahrung 81.
Bakteriolysine, s. auch Lysine.
— Sarcodinen 55.
Bakteroiden, Flagellaten 80.
Balantidium (Infusorien) 81 94, 97, 98, 665.
Balanus (Crustaeeen, Cirripedien) 386, 391, 394, 426.
Bandwürmer, s. Cestoden.
Barbitistes (Orthoptera) 586.
Barsch als Wirt 388.
Bauchspeicheldrüse, s. Pankreas.
Bazillus als Nahrung 54.
Bdellouriden (Turbellarien) 151, 155.
Beerenwanze, s. Pentatoma.
Becherzellen, s. auch Sekretion des verdauenden Saftes und Schleimzellen.
— Allgemeines 34.
— Insekten (Mitteldarm) 607.
— Myriapoden 487.
Beekia (Synöken d. Ameisen) 526.
Bedegnaren (Gallen) 529.
Beißwerkzeuge, s. Kauwerkzeuge und Mundbewaffnung.
Beltsche Körper 501.
Benzolderivate, Allgemeines 17.
Beroe (Cölenteraten) 125.
Bettwanze, s. Aeanthia.
Beutelgallen 528.
Bewegung, s. Lebensweise, Nahrungserwerb, Membran, undulierende.
— Cölenteraten 122.
— Sareodinen 47.
Bewegung der Nahrung, s. Nahrungsbewegung, Peristaltik, Darmbewegung.
Bienen, s. Apidae.
Bienenbrot 511.
— Chemie des 512.
Bienengäste 527.
Bienenmotte, s. Galleria.
Bienennahrung 510.
Bienenwachs, s. Wachs.
Bieswürmer (Diptera) 531.
Bilirubin, s. auch Gallenfarbstoffe.
— Insekten 640.
— Säugetiere 43.
Biliverdin, s. auch Gallenfarbstoffe.
— Cölenteraten 148.
— Säugetiere 43.
Bindegewebe, Reservespeicher s. auch Leydigsche Zellen, Fettkörper, Reserven.
— Allgemeines 42.
Bindesubstanzzellen, s. Leydigsche Zellen.
Biologie, s. Lebensweise, Nahrungserwerb usw.
— Aufgaben der 4.
Birgus (Crustaeeen) 380, 383, 429, 437.
Bittermandelöl, Endprodukt der Glykosidspaltung 34.
Biuretprobe, Allgemeines **19,** 28, 29.
Blapsidae (Coleoptera) 545.
Blasenzellen, Malacostraka 409.
Blatt, chemische Zusammensetzung 496.
Blätter als Nahrung, s. Pflanzen als Nahrung, Pflanzenfresser.
Blatta, s. Periplaneta.
Blattgallen 528.
Blattläuse, s. Aphidae.
Blattroller, Aphiden 527.
— Lepidoptera 527.
Blattschneideameisen 522, 540, 644.
Blausäure, Endprodukt der Glykosidspaltung 34.
Blinddarm, s. auch Cökum. Mitteldarm, Mitteldarmdrüse, Leber, Abdominaldrüse, andere Darmteile
— Acarina, freilebende 481.
— Acarina, parasitische 479.

Blinddarm. Allgemeines 662.
— Arachnoidea 443, 459, 460, 461, 465, 466, 469, 470, 473, 474, 475.
— Ascidien 230.
— Cephalopoden 363, 364, 369, 373, 374—375, 376, 377.
— Coleoptera 543, 584, 606, 608, 618.
— Diptera 585, 604, 625.
— Gastropoden 266, 305.
— Hirudineen 222, 225.
— Insekten 584, 585, 600, 604, 605, 606, 608, 609, 616, 618, 625, 661, 666.
— Nematoden 184.
— Nemertini 174.
— Orthoptera 584, 585, 592, 596, 605, 606, 609, 616, 617, 618, 663.
— Phalangiden 459, 465, 469.
— Polychäten 208, 210.
— Seesterne 242, 245, 246.
Blindschlauch, s. Blinddarm.
Blut, Amylase darin 33.
— Eiweißkörper darin 19.
— Maltase darin 33.
Blut als Nahrung 142, 161, 166, 177.
Blutegel, s. Hirudo.
Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta in die
— Acarina, parasitische 488.
— Cephalopoden 375.
— Crustaceen 435.
— Decapoden 435.
— Entomostraken 435.
— Gastropoden 321.
— Hirudineen 225.
— Holothurien 265—266.
— Insekten 631—632.
— Lamellibranchiaten 347.
— Malakostraken 435.
— Nematoden 188.
— Oligochaeten 202.
— Polychaeten 214, 215.
— Seeigel 265.
— Seesterne 245.
— Skorpionina 469.
— Würmer, höhere (Allgemeines) 175.
— Zusammenfassung und Vergleichung 663—664.
Blutgerinnung verhindernde Stoffe, s. Anticoagulin.
Blutsinus,
— Chätepoden (Allgem.) 202.
Blutverdauung, Acarina, parasitische 479, 656.
— Cölenteraten 142—144.
— Diptera (Speichel) 576, 598.
— Gastropoden 317.
— Hirudineen 223.
— Infusorien 94, 97.
Blutverdauung, Nematoden 187.
— Trematoden 107, 168, 656.
— Turbellarien 162, 163.
— Zusammenfassung und Vergleichung 656.
Blutzellen, Protease in, (Säugetiere) 30.
Blutzucker, Allgemeines 41.
Bockkäfer, s. Cerambycidae,
Bodo (Flagellaten) 73, 75.
Bohren, s. Einbohren.
Bohrwerkzeuge, s. auch Saugwerkzeuge, Mundwerkzeuge, Einbohren.
— Acarina, parasitische 476.
— Arachnoiden 476—477.
— Crustaceen 387—388.
— Gastropoden 285, 286, 287, 289—291.
— Hirudineen 218.
— Insekten 529, 530.
— Lamellibranchier 331, 335.
— Polychäten 204.
Bombus (Hymenoptera) 561, 563, 604, 618.
Bombycidae (Lepidoptera) 497.
Bombyx, (Lepidoptera) 593. 595, 596, 599, 624, 625, 626, 637, 644, 498, 537, 538, 544.
Bonellia (Gephyreen) 175.
Borkenkäfer 497, 540.
Bosmina (Crustaceen, Phyllopoden) 381.
Bosmina als Nahrung 54.
Bostrychiden (Coleoptera) 503.
Bothridien 171.
Bothriocephaliden (Cestoden) 171.
Botrylliden (Ascidien) 230.
Botys (Lepidoptera) 531.
Brachiopoden,
— Absorption 235.
— After 235.
— Arme 234.
— Carminfütterung 234.
— Cirren 234, 235.
— Darm 235.
— Drüsen 234, 235.
— Dünndarm 235.
— Enddarm 235.
— Epistom 234.
— Farbstoffütterung 238.
— Greifwerkzeuge 233—235.
— Hungererscheinungen 235.
— Lebensweise 233.
— „Leber“ 235, 661.
— Magen 235.
— Mantellappen 233.
— Mitteldarmdrüse 235, 661.
— Mund 234.
— Nahrung 233.
— Nahrungsaufnahme 124, 233—234, 642.
Brachiopoden, Nahrungsbewegung 232.
— Ösophagus 235.
— Protease 235.
— Schleim 234.
— Sekretion des verdauenden Saftes 235.
— Verdauung 235.
— Wimperzellen 235.
Brachyuren, s. auch Crustaceen, Malacostraken, Decapoden 380, 429, 442.
Braconiden (Hymenoptera) 529.
Branchiaten, s. Crustaceen.
Branchipus (Crustaceen, Phyllopoden) 247, 383, 407.
Branchiuren (Crustaceen), Nahrungserwerb 388.
Brot als Nahrung 268.
Brustspeicheldrüsen, s. Speicheldrüsen.
Brutpflege, Hymenopteren 507—509, 514—516, 519.
— Termiten 517.
Bryopsis als Nahrung 275.
Bryozoen als Nahrung 257, 288.
Buccinum (Gastropoden) 267, 280, 281, 284, 295, 328.
Buccinum als Wirt 387.
Bürste, Biene 512.
Bulimus (Gastropoda) 268.
Bulla (Gastropoda) 267, 268, 296.
Bulliden (Gastropoda) 643, 652.
Bunodeopsis, Symbiose mit Krebsen 390.
Bunodes (Cölenteraten) 126, 142.
Bursaria (Infusorien) 98.
Buthus (Scorpionina) 446, 465, 469.
Butter, Chemische Zusammensetzung 16.
Butterkrebs 441, 442.
Buttersäure,
— Gärungsprodukt der Monosaccharide 11.
— Coleoptera (Analdrüse) 624.
— Schwämme (Fettreserve) 110.
Butyrin, Bestandteil der Butter 16.
Byssus, Lamellibranchier 331.

C.

Calamistrum, (Araneidae Amaurobiidae) 447.
Calanella (Crustaceen, Copepoden) 424.

Calanus (Crustaceen, Copepoden) 382, 396, 406, 426, 431.
Calcium, s. auch Kalk,
— Crustaceen (Mitteldarmdrüse) 442.
— in der Radula der Gastropoden 275.
Calicocyten, s. Becherzellen.
Callidium (Coleoptera) 20, 505, 551, 552, 553, 584, 587, 622, 628, 630.
Calliphora (Insekten, Diptera) 21, 42, 495, 499, 530, 542, 572, 585, 586, 594, 595, 597, 603, 615, 632, 638, 645, 648.
Calliphylla (Gastropoden) 275, 317.
Calopterus (Insekten, Orthoptera) 584.
Calosoma (Coleoptera) 491, 541, 542, 587.
Calotermes (Orthoptera) 504, 516, 517, 539.
Calyptraeidae (Gastropoden) 280.
Cambiumgallen 528.
Camelien-Schildlaus (Hemiptera) 627.
Camponotus (Hymenoptera) 571, 613.
Camptonema (Sarcodinen) 58.
Cancer (Crustaceen, Malacostraken) 404, 429, 439, 442.
Canthariden (Coleoptera) 33.
Capitella (Polychäten) 201, 209, 212, 659.
Capitelliden (Polychäten) 188, 205, **206**, 207, 215, 480, 664.
Caprella (Crustaceen, Amphipoden) 383, 385, 392, 408, 411.
Caprelliden (Crustaceen, Amphipoden) 426.
Caprimulgus (Orthopteren) 493.
Capsa (Lamellibranchier) 344.
Capulidae (Gastropoden) 269.
Carabiden (Coleoptera) 553, 608, 616, 629, 648, 651.
Carabus (Coleoptera) 454, **490**, 492, 496, 536, 541, 542, 545, 550, 551, 555, 584, 587, 590, 591, 594, 596, 598, 605, 612, 617, 618, 621, 624, 630, 644, 645, 649, 652, 663.
Carabus als Nahrung 484.
Carapax, s. Panzer.
Carchesium (Infusorien) 88, 89, 90, 92, 93, 97, 98.
Carcinus (Crustaceen, Decapoden) 247, 394, 429, 436, 439, 442.
Carcinus als Nahrung 350, 366.
— als Wirt 389.
Cardia, s. auch Cardiadrüsen, Magen, Proventriculus, Vormagen.
— Acarina, parasitische 479.
— Decapoden 397—405, 414, 486.
— Malacostraken **397**, 405, 421, 440, 486.
Cardita (Lamellibranchier) 344.
Cardium (Lamellibranchier) 331, 335, 341.
Cardium als Nahrung 236, 360.
Cardiopylorikalklappe, Malacostraken 421.
Cardo, s. Mundwerkzeuge.
Carinella (Turbellarien) 174.
Carmarina (Cölenteraten) 120, 125, 131.
Carminfütterung, s. vor allem Farbstoffütterung und Farbstoffinjektion in die Leibeshöhle, s. auch Indigocarminfütterung.
— Appendicularien 232.
— Brachiopoden 234.
— Cephalopoden 344.
— Cölenteraten 125, 126, 128, 131, 133, 140, 142.
— Crustaceen 427, 433, 435.
— Decapoden 427, 433.
— Dendrocölum 161.
— Hymenoptera 515.
— Nematoden 183, 186.
— Oligochäten 201, 202.
— Polychäten 210, 213, 214.
— Seesterne 245.
— Turbellarien 161.
— Tunicaten 232, 233.
Carpocapsa (Lepidoptera) 500, 593.
Cascin 19.
— Bestandteil der Butter 16.
— Erepsinwirkung auf 29.
Cassidaria (Gastropoden) 286, 288, 292, 329.
Cassididae (Gastropoden) 280.
Cassis (Gastropoden) 281, 285, 287.
Cecidomyia (Diptera) 527, 528.
Cellulase, s. auch Pflanzenfresser.
— Allgemeines 14, 27, 29, 33.
— Cölenteraten 144.
— Crustaceen 21, 33, 299, 405.
— Decapoden 299, 405.
Cellulase, Gastropoden 21, 33, 299, 302, 303.
— — (Speichel) 278.
— Infusorien 95, 96.
— Insekten 596, 598, 599.
— Lamellibranchier 341.
— Lepidoptera 596, 599.
— Oligochäten 199.
— Orthoptera 598.
— Sarcodinen 53, 67, 68.
— Schwämme 110.
— Zusammenfassung und Vergleichung 648.
Cellulose, Allgemeines 14.
— Holzbestandteil 22, 505, 628.
— in Maulbeerblättern 496.
— im Kot der Termiten 516.
Cellulose als Nahrung 72.
Cellulosegruppe, Allgemeines 12.
Celluloseverdauung, s. Cellulase.
Centropages (Crustaceen) 382, 396, 406, 424.
Cephalopoden,
— Absorpta 376.
— Absorption 373—376, 651.
— Absorptionszellen 571.
— After 363, 376—377.
— Alkaloid s. unter Gift.
— Aminosäuren (Verdauungsprodukt) 366.
— Ammoniak (Verdauungsprodukt) 367.
— — (absorbiert) 376.
— Amylase 361, 362, 367, 369, 372.
— Arginin (Verdauungsprodukt) 367.
— — (absorbiert) 376.
— Autolyse der Leber 366.
— Blinddarm s. Cökum.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 375.
— Carminfütterung 374.
— Cholechrom 379.
— Cholesterin 378.
— Cökum 363, 364, 368, 369, 373, 374—375, 376, 377.
— — Absorption 374.
— — (Fettreserve) 377.
— Darm 362, 363, 376, 668.
— — Absorption 375.
— — (Fettreserve) 377.
— Drüsen, s. Speicheldrüse.
— Eisen (Reserve in der Leber) 378, 379.
— Eiweißstoffe (im Speichel) 351. (Reserve) 378, (im Verdauungssaft) 365.
— Eiweißzellen (hint. Speicheldrüse) 357, 358.
— Enddarm 376.
— Erepsin 367, 655.
— Exkretion 371.

Cephalopoden, Farbstoffe der Leber 371, 378—379.
— Farbstoffütterung 374.
— Farbstoffinjektion in die Leibeshöhle 371.
— Fermente im Magen 366 bis 368.
— — im Speichel 361.
— Fermentzellen (Leber) 370, (Pankreas) 372.
— Ferrin (Leber) 379.
— Fettabsorption 375, 376.
— Fett im Cökum 374—375, (Reserve) 377.
— Fettwanderung 376.
— Gallenfarbstoffe 378.
— Gallensäure 378.
— Gift 352, 360—361, 362, 650.
— Globulin (im Verdauungssaft) 365.
— Glykogen (Reserve) 377.
— Glykogenase 33, 368.
— Greiforgane 349, 351 bis 352.
— Hämocyanin 378.
— Hepatochlorophyll 379.
— Hepatoxanthophyll 379.
— Hexonbasen (Verdauungsprodukt) 367.
— — (absorbiert) 376.
— Histidin (Verdauungsprodukt) 367.
— Inulin, Verdauung von 368.
— Invertase 368.
— Kalkzellen (Leber) 370, 377, 378.
— Kaumagen s. Magen.
— Kiefer 352.
— Körnerzellen 371.
— Kohlehydrate (im Außenblute) 376, (Reserven) 377.
— Kohlehydratwanderung 376.
— Kopf 349.
— Kot 350, 376.
— Kropf 362, 368, 373.
— Kupfer (Leber) 378.
— Lab 367.
— Leber 363, 365, 368—371, 372, **373**—374, 377—379.
— Leeithin (Leber) 378.
— Leucin (Verdauungsprodukt 366, 367.
— — (absorbiert) 376.
— — (Reserve) 378.
— Leydigsche Zellen 377.
— Lipase 361, 368.
— Lipoide (Reserve) 377.
— Lippen 352—353, 355.
— Lysin(Verdauungsprodukt) 367.
— — absorbiert 376.
— Magen 362, 363, **364**—368, 373, 377.
Cephalopoden, Magen, Absorption 375, 376.
— — (Fettreserve) 377.
— Maltose, Verdauung von 368.
— Mantel 350.
— Mitteldarm 363—365, 368, 374, 375, 376.
— Mitteldarmdrüse, s. Leber und Pankreas.
— Mucin 357, 362.
— Mund 349.
— Muskeln der Zunge 354 bis 355.
— Nahrung 350—351.
— Nahrungsaufnahme 352 bis 362.
— Nahrungsfang 350—352.
— Ösophagus 362—363.
— Pankreas 33, 363, 365, 368, **369**, **371**.
— Pepsin-Pepton, Absorption 376.
— Pepton (Verdauungsprodukt) 366, 376.
— Peristaltik (Darm) 376 bis 377, (Magen) 365.
— Pigmente in Sekretionszellen 371, (in der Leber) 379.
— Pharynx 352—353, 355, 357, 362, 363.
— Phosphor (in der Leber) 378.
— Plasmon, Absorption 376.
— Protease 360, 361, 362, 366—367, 369, 372, 646.
— Radula 352, 353—355.
— Reaktion im Verdauungssaft 357, 361, 365, 366, 367.
— Reserven 377—378.
— Salicin, Verdauung von 368.
— Saugorgane 352.
— Schleimzellen 358.
— Sekretion der hinteren Speicheldrüse 357—358, 359—362.
— — des Verdauungssaftes 357, 368—373, 374, 377.
— Sekretzellen 358, 370, 372, 374, 377.
— Sinnesorgane 349, 352, 552.
— Speicheldrüsen 352, 355 bis 362, 648.
— — vordere 362.
— Sphincter ani 376.
— Spiraleökum, s. Cökum.
— Submandibulardrüse 357, 362.
— Taurin (im Speichel) 361.
— Tintendrüse 377.
— Trichter 350.
— Tryptophan (Verdauungsprodukt) 366.
Cephalopoden, Tyrosin (Verdauungsprodukt) 366, 367.
— — (in Leberzellen) 370.
— — (absorbiert) 376.
— — (Reserve) 378.
— Vakuolenzellen (Leber) 370, 374.
— Verdauung 365—368, 660.
— Vorderdarm 349, 362, 363.
— Vormagen, s. Kropf.
— Xanthophyll 379.
— Zähne, s. Radula.
— Zunge 353—355, 359.
Cephalomyia (Insekten, Dipteren) 531.
Cerambyx (Coleoptera) 490, 541.
Cerambycidae 504, 595.
Ceratium als Nahrung 113.
Cercyriden (Turbellarien) 150.
Cerotin, im Bienenwachs 17, 507.
Cerotinsäure, im Wachs 17, 507.
Cestoden,
— Absorption 172.
— Amylase 171, 172.
— Antifermente 178.
— Cuticula 172, 173.
— Cysticerken 178.
— Eiweiß als Nährboden 171.
— Eisenfütterung 173.
— Epithel, s. Subcutieula.
— Farbstoffütterung 173.
— Fermente 171, 172.
— Fett als Reserve 174.
— Fettabsorption 173.
— Finnen 171, 178.
— Glykogen als Reserve 174.
— Glykogenase 33.
— Haftwerkzeug 170, 171.
— Haken 171.
— Kalkzellen 174.
— Körbchenzellen 173.
— Lebensweise 170—171.
— Porenkanälchen 172, 173.
— Proglottiden 170.
— Protease 171, 172.
— Reserven 174.
— Rostellum 171.
— Saugnäpfe 171.
— Subcutieula (Absorption) 173.
— Verdauung 171—173.
— Zwischenwirt 171.
Cetonia(Coleoptera)509, 540, 545, 620, 623.
Cetonia als Nahrung 490.
Chätopoden, s. Polychäten, Oligochäten.
— Blutsinus (allgemein) 202.
— Nahrungsaufnahme (allgemein) 642.

Chaleididen (Hymenoptera) 529.
Chama (Lamellibranchier) 331.
Cheliceren,
— Acarina, freilebende 480.
— — parasitische 477.
— Araneiden 450.
— Skorpione 444.
— Solifugen 446.
Chelura (Crustaceen, Amphipoden) 386.
Chemotaxis, Infusorien 85.
— Sarcodinen 60.
Chilopoden, s. auch Myriapoden.
— Enddarm 488.
— Fermente, s. unter Myriapoden.
— Gift 483.
— Kaumagen 486.
— Mundwerkzeuge 482.
— Nahrung, Nahrungsfang, Nahrungsaufnahme 482.
— Speicheldrüsen 485, 650.
Chiracanthium (Arachnoidea) 452.
Chitin, s. auch Glykosamin.
— Chemie des 439.
— Polychäten 205, 206.
Chitin als Nahrung 506.
Chitinintima,
— Arachnoidea 457.
— Crustaceen 396, 433, 440.
— Diplopoden 488.
— Insekten (Enddarm): 618, 619, 620, 621, 622, 623.
— — (Vorderdarm): 544, 550, 551, 552, 553, 556, 568, 579, 610, 612.
Chitinpanzer, der Crustaceen 439, 440—442.
— der Insekten 489.
Chiton (Gastropoden) 275, 320
Chlamydodon (Infusorien) 83
Chlamydomonaden als Nahrung 53, 79.
Chloragogen, s. auch Chloragogenzellen.
— Oligochäten 197, 198, 202 bis 207.
— Polychäten 216.
Chloragogenzellen, Anneliden 197, 202, 216, 328.
— Oligochäten 197, 202.
— Polychäten 216.
Chlorophyll, s. auch Chlorophyllan.
— Allgemeines 44.
— Cephalopoden 379.
— Crustaceen (Mitteldarmdrüse) 412.
— Gastropoden (Mitteldarmdrüse) 329.
Chlorophyll, Lamellibranchier 348.
— Zusammenfassung und Vergleichung 667.
Chlorophyllan,
— Lepidopterenraupen 616, 622, 633, 640.
— Zusammenfassung und Vergleichung 667.
Chlorophyllverdauung,
— Infusorien 94.
— Gastropoden 303, 317, 318.
— Lepidoptera 599.
— Sarcodinen 65.
Chloroplasten, Gastropoden (in Zellen der Mitteldarmdrüse: Aplysia, Phagocytose) 317, 318.
Chlorzinkjod, Reaktion auf Cellulose 22.
Choanocyten, s. Kragenzellen.
— Schwämme 77, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109. 110.
Choanoflagellaten (Flagellaten) 76, 79, 80, 642.
Cholate, Einfluß auf Pankreaslipase 32.
Cholechrom (Mitteldarmdrüse oder Leber),
— Cephalopoden 379.
— Crustaceen 443.
— Gastropoden 330.
— Lamellibranchier 348.
Choleravibrionen als Nahrung 73.
Cholesterin,
— Allgemeines 17.
— Arachnoidea 473.
— Araneiden in der Abdominaldrüse 473.
— Cephalopoden 378.
— Coleoptera 639.
— Crustaceen 438.
— Galle 43.
— Insekten 639.
— Isopoden 438.
— Leber 44.
— Schwämme, Reserve 110.
— Zusammenfassung und Vergleichung 667.
Chondroderma (Sarcodinen) 62.
Chromatin, s. Zellkern.
Chromatolyse, s. Zellkern und Sekretion d. verdauenden Saftes.
Chromodera (Nematoden) 185.
Chromosomen, Proteidgehalt 19.
Chrysaora (Cölenteraten) 133.
Chrysomonaden als Nahrung 382.
Chrysopa (Neuroptera) 590.
Chylusgefäße, Fettaufnahme 41.
Chylustropfen, Trematoden 186.
Chymosin, s. Lab.
Chymus, Bewegung des, s. Peristaltik und Nahrungsbewegung.
Chymus als Nahrung 173.
Cicadina (Hemiptera) 502.
Cicindela (Coleoptera) 540.
Ciliaten, siehe Infusorien.
Cilien, siehe auch Cirren, Nahrungsbewegung, Strudelung, Flimmerring.
— Appendicularien 231, 232.
— Ascidien 226—230.
— Cölenteraten 123, 124, 129, 134.
— Gastropoden 311, 312, 314, 318, 319.
— Haarsterne 247.
— Holothurien 263.
— Infusorien 80, 81, 87, 89.
— Lamellibranchier 333—336, 341, 345, 346.
— Oligochäten 200.
— Polychäten 204, 212.
— Tunicaten 226.
— Zusammenfassung und Vergleichung 641—643.
Ciliophora, s. Infusoria.
Cimbex, (Hymenoptera) 583.
Cimex (Hemiptera) s. Acanthia.
Cimina (Cölenteraten) 131.
Ciona (Ascidien) 227, 230.
Cirolana (Crustaceen, Malacostraka) 383.
Cirren, Brachiopoden 234.
Cirripedien, s. Crustaceen, auch Entomostraken.
— Absorption 435.
— Exkretion 390.
— Lebensweise 380.
— „Leber" 406, 425.
— Magen 404.
— Mitteldarmdrüse, s. Leber, Pankreas.
— Mundwerkzeuge 391.
— Nahrung 383.
— Nahrungsaufnahme 391 bis 392, 642.
— Nahrungserwerb 386, 388.
— Nahrungswahl 391.
— Pankreas 406, 425.
— Parasiten 387, 435.
— Raumparasitismus 387.
— Sekretion des verdauenden Saftes 406, 407.
— Speichel 392.
— Speicheldrüse 357, 394, 395, 649.
— Verdauung (Magen) 404.
— Wanderzellen 435.
Cistella (Brachiopoden) 235.

Cladoceren, s. aueh Crustaeeen und Phyllopoden.
— Absorption 431.
— Fettkörper 437.
— Lebensweise 380.
— Mitteldarm 424.
— Nahrungsaufnahme 392, 642.
— Sekretion des verdauenden Saftes 407.
— Speieheldrüsen 394.
— Verdauung 650.
Cladohepatica (Gastropoden, Prosobranchiaten) 314.
Clausilia (Gastropoden) 268.
Clavellina (Aseidien) 231.
Clavigeriden (Ameisen) 522.
Clepsine (Hirudineen) 154, 224, 225.
Climaeostomum (Infusorien) 96, 654.
Cliona (Sehwämme) 107.
Closterium als Nahrung 150.
Clypeastriden (Seeigel) 247, 248.
Clytus (Coleoptera) 552, 584, 587, 622.
Cnidaria, s. Cölenteraten.
Cniden, s. Nesselkapseln 115.
Cnidoblasten, s. Nesselzellen.
Cnidoeil, Cölenteraten 115.
Coeeiden (Hemiptera) 522, 582.
Coeeidium (Infusorien) 98.
Coeeinella (Coleoptera) 639.
Coeeus (Hemiptera) 502.
Codonosiga, s. Codosiga.
Codosiga (Flagellaten) 76, 77, 79.
Cökum, s. aueh Blinddarm oder Mitteldarmdrüse.
— Cephalopoden 363, 368, 369, 373, 374—375, 376, 377.
— — Absorption 374.
— — (Fettreserve) 377.
— Crustaeeen 406, 407, 408, 429, 462.
— Gastropoden 305, 314.
— Hirudineen 222—224.
— Lamellibranehiaten 337, 340.
— Malaeostraken 408, 426, 429.
— Nematoden (Ösophagus) 184.
— — (Mitteldarm) 184.
— Polyehaeten 207, 210—214.
— Seeigel 254, 255.
— Seesterne 242.
Coelata (Turbellarien), Verdauung 159.
Cölenteraten,
— Absorpta 147, 663.
— Absorption 146.
— Acontien 140, 142.
— After 146.
— Amylase 144, 145.
— Bewegung 122.
— Biliverdin 148.
— Blutverdauung 143.
— Carminfütterung 125, 126, 128, 131, 133, 140, 142.
— Cellulase 144.
— Cilien 123, 124.
— Cnidoeil 115.
— Cönosark 127, 135, 148.
— Congestin 117.
— Darm, s. Magen.
— Drüsen 118, 121, 133, 138, 145, 146, 657.
— Eetoderm 112, 148.
— Eiweißreserven 147.
— Eiweißzellen 138.
— Entoderm 112, 131, 148.
— Fangvorriehtungen, s. Mundwerkzeuge, Greifapparate.
— Farbstoffütterung 126, 128, 129, 140, 144, 145.
— Ferment, s. die einzelnen.
— Fett als Nahrung 140.
— — als Reserve 147.
— Fettverdauung 145.
— Freßpolypen 121, 128.
— Gastralfilamente, s. Mesenterialfilamente.
— Gifte 111, 115, 117, 118, 650.
— Greifwerkzeuge, s. aueh Mundwerkzeuge 111, 117—122, 128, 135.
— Hämatin (Verdauungsprodukt) 148.
— Hungererseheinungen 148.
— Hydranten 127, 128, 129.
— Hypnotoxin 117.
— Klebsekret 117, 118, 120, 121, 122, 140, 143.
— Kohlehydratverdauung 126.
— Kot 146—147.
— Kotauswurf 39, 146—147.
— Lipase 145.
— Magen 110—112, 122, 124, 125, 128, 131, 132, 133 bis 143, 145—147, 661.
— Magentaseln 132.
— Mesenterialfilamente 133, 135, 137—140.
— Mund 111, 115, 118, 120, 121—122, 123, 124, 132, 133, 134.
— Mundwerkzeuge 111, 115 bis 122, 123, 127, 128.
— Nährmuskelzellen 127, 139.
— Nahrung 112—115.
Cölenteraten, Nahrungsaufnahme 115, 381, 643.
— Nahrungsbewegung 124, 127, 131—133, 134.
— Nahrungsfang 115.
— Nahrungswahlvermögen 119.
— Nahrungswandern s. Nahrungsbewegung.
— Nesselzellen 111, 112, 115 bis 118, 138.
— Ösophagus 123, 124, 131, 132, 134—135, 137.
— Optimum der Temperatur (Verdauung) 145.
— Oxydase 145.
— Pepton-Bildung 145.
— Phagoeyten 124, 125, 126 bis 131, 137—140, 141, 142, 144—145, 148, 657.
— Plasmodien 128, 131, 141.
— Protease (extrazellulär) 140—145.
— — (intrazellulär) 144—145, 156, 157.
— Reserven 147.
— Sehleimsekretion 118, 121, 124, 138, 140.
— Sekretion des verdauenden Saftes 125, 138, 145, 146, 658.
— Senkfäden 120.
— Septen 132, 134—138.
— Sinneszellen 118, 138.
— Stilette 117.
— Stoffweehsel 381.
— Symbiose mit Algen 113, 114.
— Taster 128, 146.
— Tentakeln 118—122, 135.
— Thalassin 117.
— Tierstöeke 112.
— Triehter 132.
— Triehterzellen 129.
— Trypsin 145.
— Tryptophan-Bildung 145.
— Tyrosin-Bildung 145.
— Überernährung 148.
— Verdauung 124—125.
— — (extrazellulär) 140—145.
— — (intrazellulär) 144—145, 650, 656, 657.
— — (dureh Extrakte) 144—145.
— Wimperzellen 129.
Cölenteraten als Nahrung 257.
— als Wirt 387.
Cönomorphina (Infusorien) 98.
Cönosark (Cölenteraten) 127, 135, 148.
Coleoptera, s. aueh Insekten.
— Absorption 615, 616, 617, 618, 622.

Coleoptera, Ameisengäste 521—522, 526.
— Amylase 592, 593, 594, 597.
— Außenverdauung 542, 543, 544, 665.
— Blinddarm 543, 584, 606, 608, 618.
— Buttersäure (Analdrüse) 624.
— Cholesterin 639.
— Dextrine 593.
— Einbohren 503, 504, 540.
— Eisenfütterung 617, 618, 623.
— Eiseninjektionen in die Leibeshöhle 605.
— Enddarm 587, 618, 619, 620, 621.
— Farbstoffütterung 589, 615, 617, 622.
— Farbstoffinjektion in die Leibeshöhle 605.
— Fettbildung 615.
— Gift 492, 543.
— Hefezellen als Kommensalen 597.
— Holzverdauung 595, 628.
— Hunger 630.
— Invertase 594, 597.
— Kaumagen 553, 555.
— Kot 40, 626.
— Kropf 550, 592, 598, 629.
— Krypten 584, 601, 606, 607, 608.
— Lebensweise (Allgemeines) 489.
— Lipase 542, 596, 597.
— Maltase 593.
— Mitteldarm 583, 584, 586, 587, 588, 592, 598, 605.
— Mitteldarmdrüse, s. Blinddarm.
— Mundwerkzeuge 535, 536, 540, 541.
— Nahrung und Nahrungserwerb **490**, 494, 496, 497, 502, 503, 504, 507.
— Nahrungsaufnahme 539, 540, 542, 543, 644, 645, 646.
— Ösophagus 550, 587, 588, 592.
— peritrophisehe Membran 612.
— Parasiten, s. Sehmarotzer.
— Protease 454, 542, 543, 590 bis 592, 597.
— Rektum 626.
— Reserven 632—633.
— Sehmarotzer 527.
— Sekretion des verdauenden Saftes 601, 606, 608.
— Speieheldrüsen 545.
— Sproßpilze im Mitteldarm 608.
Coleoptera, Termitengäste 522.
— Trypsin 543.
— Verdauung, s. aueh die einzelnen Fermente 550.
— Vorverdauung 124, 140—143.
— Vorderdarm 550—551, 558.
— Wasserbedarf 630.
— Xylanase 595.
Coleps (Infusorien) 81, 82, 643.
Collembola (Insekten) 480, 502, 526, 549.
Colliden (Sareodinen) 46.
Colon, s. Enddarm.
Colpidium (Infusorien) 91, 93, 97, 656.
Colpodella (Sareodinen) 52, 645.
Congestin, Cölenteraten 117.
Conidae (Gastropoden) 284.
Coniferin, Verdauung dureh:
— Deeapoden 405.
— Sareodinen 69.
Conilera (Crustaeeen, Isopoden) 383.
Conus (Gastropoden) 280, 282.
Conus als Nahrung 236.
Convoluta (Turbellarien) 151, 154.
Convolvulin, Verdauung dureh Deeapoden 405.
Copepoden, s. Crustaeeen, aueh Entomostraken.
— Absorption 431.
— Enddarm 433.
— Fettkörper 437.
— Kaumagen 396.
— Lebensweise 380.
— Mitteldarm 424.
— Nahrungsaufnahme 385, 642, 646.
— Ösophagus 396.
— Parasiten 387, 388.
— Saugorgane 387.
— Sekretion des verdauenden Saftes 406, 407.
— Stilette 387.
Copepoden als Nahrung 46, 383.
Copris (Coleoptera) 551, 584, 587, 622.
Coprophaga, s. Kotfresser.
Coptomonas (Flagellaten) 78.
Corbula (Gastropoden) 267.
Corbula als Nahrung 296.
Cordylophora (Cölenteraten) 113, 138, 148, 643.
Corethra (Diptera) 486, 544, 635, 648, 652.
Coronuliden (Crustaeeen, Cirripedien) 387.
Corophium (Crustaeeen) 386.
Cosmia (Lepidoptera) 500.
Congestin, Cölenteraten 117.
Cossus (Lepidoptera) 503, 548, 593, **649**.
Crabronidae (Hymenoptera) 507.
Crambessa (Cölenteraten) 123.
Crania (Braehiopoden) 234.
Crenatula (Lamellibranehiaten) 332.
Crenella (Lamellibranehiaten) 332.
Crieetomys als Wirt 506.
Crustaceen, s. aueh Entomostraken u. Malaeostraken, Phyllopoden, Copepoden, Cirripedien, Deeapoden.
— Aasfresser 380, 383, 384.
— Abdomen 389.
— Absorpta 434—435.
— Absorption 428—433, 435, 436, 478.
— After 380, 390, 433, 434.
— Allgemeines über Verdauungsorgane 379.
— Albumosen (Verdauungsprodukt) 403, 404.
— Alveolenzellen 430, 437.
— Amöbocyten (d. Blutes), Aufnahme d. Absorpta etc. 435.
— Amylase 405, 435.
— — (Speieheldrüse) 395.
— Antieoagulin (Blut) 404.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 435.
— Calcium, (s. aueh Kalkreserven) in d. Mitteldarmdrüse 442.
— Cardia 397—405, 414, 421, 440, 486.
— Carminfütterung 427, 433, 435.
— Cellulase 21, 33, 299, 405.
— Chitinintima 396, 433, 440.
— Chitinpanzer 439, 440—442.
— Chlorophyll in der Mitteldarmdrüse 412.
— Choleehrom 443.
— Cholesterin (in der Mitteldarmdrüse u. Darminhalt) 438.
— Chymosin 404.
— Cöka, s. aueh Mitteldarmdrüse und Leberhörnehen 406, 407, 408, 429, 462.
— Cytase, s. Cellulase.
— Darm, s. aueh die einzelnen Darmteile. Allgemeines: 380. Zusammenfassung und Vergleichung: 661.
— Darmkot 433.
— Darmvergrößerung 425.
— Detritusfresser 380, 383, 385, 386, 387—392.

Crustaeeen, Drüsenfilter, s. Filter.
— Drüsenkot 423, 433.
— Eisen (in der Mitteldarmdrüse) 442, 443, (absorbiert) 429.
— Eisenfütterung 410, 428, 429, 430, 436.
— Eiseninjektionen in die Leibeshöhle 410, 428, 436.
— Eiweiß (als Reserve) 439.
— Eiweißzellen d. Bindegewebes 438.
— Enddarm 380, 413, 422, 426, 428, 433—434.
— Enddarmdrüsen 35, 434.
— Exkretion (Mitteldarmdrüse) 390, 410, 435—436, 490.
— Extremitäten 385, 388, 397.
— Fangorgane 384—385, 387, 388, 390, 392.
— Farbstoffe der Mitteldarmdrüse 442—443.
— Farbstoffütterung 410, 427, 428, 433, 436.
— Farbstoffinjektionen in d. Leibeshöhle 410, 433, 436.
— Fermentzellen 436.
— Ferrin 443.
— Fett (Durchtritt durch Mitteldarm und Mitteldarmdrüse) 411, 435.
— — (Reserve) 389, 437, 439.
— Fettabsorption 428, 429, 430, 432, 435.
— Fettkörper 382, 437, 438.
— Filter im Pylorus 413—424, 433.
— Fleischfresser 380, 382, 383, 384.
— „Fonction d'arrêt" 436.
— Freßperioden 382.
— Gallenbestandteile der Mitteldarmdrüse 442.
— Glykogen (in der Mitteldarmdrüse) 438, 439.
— Glykogenase 405.
— Glykogenbildung 439.
— Hämochromogen 442.
— Haftwerkzeuge 386—390.
— Holzbohrer 385, 386, 644.
— Hunger 437.
— Inulinase 405.
— Invertase 405.
— Kalkreserve 399, 440—442, 665.
— Kaumagen 365, 396, 397—402, 555.
— Kochsalz (Mitteldarmdrüse) 442.
— Kopfeöka, s. Leberhörnchen.
— Kot 423, 433, 434.
— Kothülle 433, 434.
Crustaceen, „Krebsauge" 440.
— Lab 404.
— Labiallappen 395.
— Lactase 405.
— Lebensweise, Allgemeines 380—384; (s. auch system. Unterabteilungen).
— Leberhörnchen 396, 407, 412, 424, 425.
— Leucin (Mitteldarmdrüse) 440, (Verdauungsprodukt) 404.
— Leucocyten, s. Amoebocyten.
— Leydigsche Zellen 438.
— — — (als Glykogenspeicher) 439.
— Lipase 404, 435.
— Lipochrome 442.
— Lipoide in der Mitteldarmdrüse 438, 667.
— Lutein 442.
— Magen, s. vor allem Cardia, Pylorus 380, 396—426, 427, 428, 440.
— Magensaft 402.
— Magenmühle, s. Kaumagen.
— Magensteine 440.
— Magnesium (Mitteldarmdrüse) 442.
— Maltase 405.
— Mandibeln, s. Mundwerkzeuge.
— Maxillien, s. Mundwerkzeuge.
— Mitteldarm 380, 388, 396, 406—408, 412, 413, 414, 416, 423—426, 429, 430—432, 433.
— Mitteldarmdrüse 389, 397, 406—411, 424—433, 434—440, 442—443, 666.
— Mitteldarmfilter, s. Filter.
— Mund 396.
— Mundwerkzeuge 379, 387—388, 390—394, 395.
— Muskulatur d. Mitteldarmdrüse 432.
— Nahrung 380—384.
— Nahrungsaufnahme (freilebende) 385, 390—394, 395, 642, 644.
— — (Parasiten) s. Parasiten.
— Nahrungserwerb 384—390.
— Ösophagus 380, 384—395, 396—405, 412—424, 440—442.
— Ösophagusdrüse s. Speicheldrüse.
— Omnivoren 383—384.
— Panzer 441.
— Parasiten 380, 387, 388, 435.
— Pepton (Verdauungsprodukt) 403.
Crustaceen, Periodizität der Ernährung 382.
— Peristaltik der Mitteldarmdrüse 432, 433, 434.
— — des Ösophagus 392, 412.
— Peritrophische Membran 433.
— Phagocytose in Amöbocyten 435.
— Phosphor in der Mitteldarmdrüse 442.
— Planktontiere 380—383.
— Protease 403—404.
— — (Amöbocyten) 435.
— — peptische 404.
— Pseudopodien (Enddarmzellen) 434.
— Pylorus 397, 410, 412—424, 433.
— Raffinase 405.
— Raumparasiten 387.
— Reaktion des Magensaftes 402—403, 404.
— Reserven 437.
— Reuse 397, 422, 423.
— Saugapparat 387—388, 389 bis 390.
— Scheren 384—385.
— Schleimdrüsen 434.
— Sekret der Speicheldrüsen 33, 395.
— Sekretion des Verdauungssaftes 406—411, 43[illegible].
— Speichel 392.
— Speicheldrüsen 35, 394—395.
— Stilette 387, 388.
— Strudler 385.
— Symbiose mit Actinien 390.
— Taster 393.
— Telson 433.
— Tetronerythrin 442.
— Typhlosolis 432.
— Tryptophan (Verdauungsprodukt) 403, 404.
— Tyrosin (Mitteldarmdrüse) 439, (Verdauungsprodukt) 403, 404.
— Verdauung, s. d. einzelnen Fermente. Zusammenfassung und Vergleichung 660.
— — (Magen) 402—406, 650.
— Verdauungsorgane im allgemeinen 379, 388.
— Vorderdarm 380, 394—395, 396—405, 412—424, 440 bis 442.
— Wanderzellen 435.
— Zähne 385, 391, 394, 399 bis 402.
Crustaceen als Nahrung, s. auch die Unterabteilungen der Crustaceen 112, 150, 204, 236, 238, 246, 248, 257, 330, 350, 383, 384.

Crustaceenlarve als Nahrung 46, 65.
Cryptophialus (Crustaceen, Copepoden) 386.
Cryptops (Myriapoden) 482, 486. 487, 488, 653.
Cryptostomum (Infusorien) 96.
Ctenicella (Gastropoden) 269.
Cteniza (Araneiden) 448, 461.
Ctenophoren (Cölenteraten) 112. 117, 120, 125, 148.
Ctenopidae (Gastropoden) 280.
Cubiona (Araneiden) 471.
Cucumaria (Holothurien) 257, 261, 381, 642.
Culex (Diptera) 578. 579. 598, 607, 612, 618, 619, 622, 625, 629.
Culiciden (Diptera) 574—580, 598, 612, 646, 647, 649.
Culicin 578.
Curvipes (Acarina, freilebende) 481.
Cuvierscher Organ, Holothurien 260.
Cyanea (Cölenteraten) 133.
Cyanwasserstoff, s. Blausäure.
Cyclidium (Sarcodinen) 50.
Cyclops als Wirt 177.
Cyclostoma (Gastropoden) 318, 327.
Cyclostomiden (Gastropoden) 280.
Cydonium (Schwämme) 109.
Cyklose, Infusorien 92, 93, 97.
Cylicolaimus (Nematoden) 189.
Cymogen, Polychäten 209.
Cymothoa (Isopoden) 395, 411.
Cynipidengallen 529.
Cynips (Hymenoptera) 528.
Cynthia (Ascidien) 228, 231.
Cyphomyrmex (Formicidae) 525.
Cypraea (Gastropoden) 281, 318.
Cypraeidae (Gastropoden) 280.
Cyprina (Lamellibranchier) 331.
Cypris als Nahrung 148.
Cystieerken 178.
Cytase, s. Cellulase.
Cytherea (Seesterne) 243, 344.
Cytopharynx, Infusorien 83, 84. 87. 91.
Cytostoma, Flagellaten 74, 77.
— Infusorien 80. 87.
— Sarcodinen 45.

D.

Daphnia (Crustaceen, Phyllopoden) 381, 392, 406, 431, 435.
Daphnien als Nahrung 148, 153, 481.
Darm, s. auch Peristaltik, Darmbewegung, Darmblutgefäße, Darmform, darmlose Formen, Vorderdarm, Pharynx (Mund), Ösophagus, Kropf, Kaumagen, Mitteldarm, Enddarm, Magen, After, Blinddarm, Mitteldarmdrüse, Abdominaldrüse, Leber, Pankreas, Cökum, Dünndarm, Dickdarm, Rectum, Kiemendarm.
— Acarina, freilebende 481, 482.
— — parasitische 479, 480.
— allgemeine Morphologie 23.
— Amylase, Allgemeines 32.
— Ascidien 230, 231.
— Brachiopoden 235.
— Cephalopoden 362, 363, 368, 376, 668.
— — Absorption 375.
— — (Fettreserve) 377.
— Cölenteraten, s. Magen.
— Echinodermen (allgemeines) 236.
— Gastropoden 295—321, 323, 661.
— Hirudineen 222—225.
— Holothurien 257—266.
— Insekten 583—587. (s. Darmteile).
— Isopoden 411, 431, 661.
— Lamellibranchier 330, 377, 601.
— Oligochäten 197—202.
— Polychäten 216.
— Seeigel 247, 248, 253—256.
— Seesterne 242, 661.
— Trematoden 165, 168—170.
— Tunicaten 230.
— Turbellarien 159—163.
— höhere Würmer im allgemeinen 175.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 650—663.
Darmbewegung, s. auch Peristaltik.
— Nematoden 187.
— Polychäten 213.
Darmblutgefäße, s. auch Absorption und Blutgefäßsystem, Aufnahme der Absorpta in die.
— Allgemeines (Säugetiere) 41.
Darmdivertikel, s. Blinddarm, Cökum, Darm, Mitteldarmdrüse, Abdominaldrüse, Leber, Pankreas.
Darmdrüsen, s. Sekretion des verdauenden Saftes.
Darmepithel, s, hauptsächlich Absorption und Sekretion d. verdauenden Saftes. Als Reservespeicher, s. Reserven.
— Allgemeines 42.
Darmform, Allgemeines 661.
Darmfunktion, Allgemeines 661.
Darmkot,
— Crustaceen 433.
— Gastropoden 313, 314, 320.
Darmkrypten, s. Krypten.
Darmlose Formen, s. auch Cestoden.
— Crustaceen (Entomostraken) 388, 443.
— Insekten 531.
— Nematoden 176, 185.
— Würmer, höhere 175.
Darmmuskulatur, s. Peristaltik und Darm.
Darmparasiten, s. Parasiten.
Darmsaft, s. Verdauung, Sekretion des verdauenden Saftes, die einzelnen Fermente, Magensaft.
Darmschleimhaut, siehe Darm und Darmepithel.
— Allgemeines, Amylase 33.
Darmsekrete, s. Sekretion des verdauenden Saftes.
— Säugetiere 25.
Darmvergrößerung.
— Allgemeines 662.
— Crustaceen 425—426.
— Insekten 586.
Dasselfliege (Diptera) 531.
Dasybranchus (Polychäten) 215, 664.
Daucus als Nahrung 268.
Daudebardia (Gastropoden) 267, 283, 320.
Decapoden (Cephalopoden) 350, 352, 357, 369, 376.
Decapoden (Crustaceen), s. auch Crustaceen (!), Malacostraken, Brachyuren, Thoracostraken.
— Aasfresser 384.
— Absorpta 434.
— Absorption 429, 433.
— Absorptionsfibrillen 430.
— Albumosen (Produkt der Eiweißverdauung) 403, 404.
— Alkalialbuminate (Verdauungsprodukt) 404.
— Alveolenzellen (Absorption) 4:

Decapoden, Aminosäuren (Verdauungsprodukt) 404.
— Amygdalin (Verdauung) 405.
— Amylase 405.
— Anticoagulin im Blut 404.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 435.
— Cardia (s. auch Magen, Kaumagen) 397—405.
— Carminfütterung, s. auch Farbstoff- und Eisenfütterung 427, 433.
— Cellulase 299, 405.
— Coniferin-Verdauung 405.
— Convulvin-Verdauung 405.
— Darmkot 433.
— Drüsenfilter 423.
— Drüsenkot 423, 433.
— Eisenfütterung 429, 436.
— Eiseninjektionen in die Leibeshöhle 410, 428, 436.
— Eiweiß 402.
— Enddarm 422, 428.
— Enddarmdrüsen 35, 434.
— Erythrodextrin 405.
— Farbstofffütterung 410, 427—428, 433, 436.
— Farbstoffinjektionen in die Leibeshöhle 410, 436.
— Fermente s. unter den einzelnen Fermenten.
— Fett, Durchtritt durch Mitteldarm und Mitteldarmdrüse 434.
— Fettabsorption 428, 430, 431.
— Filtermagen 421—424, 433.
— Globulin (Verdauungsprodukt) 402.
— Glykogen (in der Mitteldarmdrüse 438, 439.
— Glykogenase 405.
— Hämochromogen 442.
— Hunger 437.
— Inulinase 405.
— Kalk 399.
— Kaliummyronat (Verdauung) 405.
— Kaumagen, s. auch Magen, Pylorus 397—402.
— — (Cardia) 486.
— Kieferfuß 394.
— Kot 423, 433, 434.
— Lactase 405.
— Lebensweise 380.
— Leucin (Verdauungsprodukt) 404.
— Leukocyten 435.
— Magen (s. Cardia, Pylorus) 380, 396, 397, 413, 421 bis 424, 428, 433, 485.
— Maltase 405.
— Mitteldarm 380, 407, 408, 412, 413, 416, 423, 426, 428, 429, 430, 431, 432, 433.
Decapoden, Mitteldarmdrüse 397, 407—410, 423, 324, 427—431, 432, 433, 434, 436, 437, 438, 439, 440, 442, 443, 662.
— Mitteldarmfilter 416, 421, 423.
— Mononatriumphosphat 403.
— Mundwerkzeuge 392, 393, 394.
— Nahrung 383, 384.
— Nahrungsaufnahme 392, 394.
— Oleïnsäure (Verdauungsprodukt) 405.
— Palmitinsäure (Verdauungsprodukt) 405.
— Parasiten 387.
— Pepton (Verdauungsprodukt 403.
— Protease 403.
— Pylorus 397, 410, 421—424, 433.
— Raffinase 405.
— Reserven 437.
— Salicin-Verdauung 405.
— Schleimdrüsen 434.
— Sekretionsfibrillen 408.
— Speicheldrüsen 394.
— Stearinsäure (Verdauungsprodukt) 405.
— Taster 393.
— Tryptophan (Verdauungsprodukt) 403, 404.
— Tyrosin 404.
Defäkation, s. Kot.
Degeneration, s. Hungererscheinungen.
— Sarcodinen 60.
Deilephila (Lepidoptera) 604, 607, 614.
Dendrochiroten (Holothurien) 257, 258, 642.
Dendrocölum (Turbellarien) 152, 154, 161, 654.
Dentalium als Nahrung 236.
Dermestidae (Coleoptera) 495, 506, 589, 607.
Dermestes 589, 607.
Detritus als Nahrung, s. Partikelfresser.
Deuteroalbumosen, s. auch Albumosen.
— Hirudineen (Hirudin) 220.
Dextran, im Kot der Aphiden 528.
— tierisches in Gallen von Schizoneura 627.
Dextrine, Allgemeines 15.
— Coleoptera 593.
Dextrinbildung, Hymenoptera 594.
Dextrose, s. Glukose.
Diaminocapronsäure, s. Lysin.
Diaminovaleriansäure, s. Ornithin.
Diaminosäuren, s. auch Arginin.
— als Produkt der Eiweißverdauung 29.
Diastase, s. Amylase und Ptyalin.
Diatomeen, als Nahrung 45, 75, 113, 137, 140, 150, 226, 248, 257, 330, 349, 381, 382.
Dibranchiaten (Cephalopoden) 369.
Diekdarm, s. Blinddarm, Darm, Enddarm, Kolon, Enddarmcöka.
Diekdarmcöka, s. Enddarmcöka.
Didinium (Infusorien) 81, 83.
Diebsameisen 526.
Diebstermiten 526.
Differenzierung der Organe, als Zeichen eines vollkommneren Organismus 5.
Diffusion, bei Absorption 36.
— der kolloidalen Lösungen 12.
Dilatatoren (Saugmagen), Araneiden 458.
Dimorpha (Flagellaten) 75.
Dinoflagellaten (Flagellaten), Verdauung 79.
Dinoflagellaten als Nahrung 382.
Diotocardier (Gastropoden) 280.
Dipeptide, Eiweißsynthese 18.
Diphyes (Cölenteraten) 128, 144.
Diplogaster (Nematoden) 176.
Diplopoden, s. auch Myriapoden.
— Absorption 482, 487, 488.
— Chitinintima (Enddarm) 488.
— Enddarm 488.
— Fermente s. unter Myriapoden.
— Lebensweise 484.
— Mundwerkzeuge 484.
— Nahrung 484.
— Nahrungsaufnahme 484.
— Speicheldrüse 485.
— Stinkdrüsen 485, 647.
Dipneumones (Araehnoidea Araneiden), Nahrung, Nahrungserwerb 447.
Diptera, s. auch Insekten.

Diptera, Absorption 614, 615, 616, 622.
— Amylase 594.
— Anticoagulin 577—578, 579.
— Antifermente 178.
— Außenverdauung 542, 544, 578, 645.
— Blinddarm 585, 604, 625.
— Blutgerinnungshemmung 578,
— Blutverdauung (Speichel 576) 598.
— Einbohren 529, 530, 531, 574, 576.
— Einmieter (Gallen) 529.
— Eiweiß als Fettquelle 42, 638—639.
— Enddarm 618.
— Enzym der kommensalen Sproßpilze 578.
— Farbstoffütterung 589.
— Fettbildung 638.
— Filter 544, 572.
— Gallen 528.
— Inulinase 595.
— Invertase 594.
— Kohlehydrataufbau 638—639.
— Laktase 595.
— Lebensweise 489.
— Leukocyten-Lähmung (n. Mückenstich) 578.
— Lipase 542.
— Mitteldarm 544, 579—580, 585, 586, 614.
— Mitteldarmsaft 589.
— Mückenstich 576—578.
— Mundwerkzeuge 544, **572—576.**
— Nahrung und Nahrungserwerb 495, 501, 528—531.
— Nahrungsaufnahme 542, 544, **572—576**, 574—580.
— Ösophagus 577—579.
— Parasiten 529, 530—531.
— Peristaltik 577.
— peritrophische Membran 579, 611, 612, 614.
— Pharynx 544, 576.
— Pharynxklappe 577, 580.
— Protease 542, 578, 590.
— Quaddelbildung (Mückenstich) 577, 578.
— Raffinase 595.
— Reserven 632, 633, 635.
— Reuse 544, 568.
— Saugen 579—580.
— Sekretion des verdauenden Saftes 600, 601, 602, 603, 604, 608, 609.
— Sinnesorgane 576.
— Speicheldrüsen 529, 530, 542, 544, 573, 577.
— Sproßpilze im Reservoir 578, 650.
Dipylidium (Cestoden) 171.
Disaccharide, s. auch Maltose, Saccharose, Lactose, Zucker.
— Allgemeines 11.
— als Endprodukte der Kohlehydratverdauung 32.
Distomum (Trematoden) **166**, 168, **169**, 170, 656, 657.
Divertikel des Darmes, s. Darmdivertikel.
Doeoglossa (Gastropoden) 294.
Dolium (Gastropoden) 275, 281, 286, 288, 289, **290**, 291, 292, 293, 294, 649.
Doliidae (Gastropoden) 280.
Donax (Lamellibranchiaten) **338**, 344.
Dorocidaris (Secigel) 248.
Doridopsis (Gastropoden) 329.
Dochmius, s. Ankylostoma.
Drüsen, s. Duodenaldrüsen.
s. auch Enddarmdrüsen.
s. auch Gifte und Giftdrüse.
s. auch Hypobranchialdrüse.
s. auch Mitteldarmdrüse.
s. auch Ösophagusdrüse.
s. auch Pedipalpendrüsen.
s. auch Pharynxdrüse.
s. auch Purpurdrüse.
s. auch Rektaldrüsen.
s. auch Rhabditen.
s. auch Säuredrüsen.
s. auch Schleimdrüse.
s. auch Schmierdrüse.
s. auch Sekretion und Sekretionszellen.
s. auch Speicheldrüse.
s. auch Stinkdrüsen.
s. auch Vorderdarmdrüsen.
— Acarina, parasitische 476 bis 477.
— Ameisengäste 521, 522.
— Bienen (Boden des Körbchens) 512.
— Brachiopoden 234, 235.
— Cölenteraten (Gastralfilamente) 118, 121, 133, 138, 145, 146, 657.
— Gastropoden (keine Verdauungsdrüsen) 294.
— Lumbricus 193.
— Holothurien 260, 261, 262.
— Nematoden (Enddarm) 188.
— — (Kopf) 182.
— — (Ösophagus) **182**, 183.
— Oligochäten 192, 193 bis 197, 199—200.
— Polychäten 204, 206, 207.
— Säugetiere (Darm) 34.
— Turbellarien 152, 159, 160, 657, 660.
Drüsenfilter,
— Amphipoda 417.
Drüsenfilter, Decapoden 423.
— Isopoden 417.
— Malacostraka 416—424.
Drüsenkot,
— Crustaceen 423, 433.
— Gastropoden 312.
Drüsenkrypten, s. Krypten.
Drüsentätigkeit, Regulation der 35.
Drüsenzellen, s. Drüsen, Sekretion des verd. Saftes, Sekretzellen.
Ductus thoracicus (Absorpta) 41.
Dünndarm, s. auch Ileum, s. auch Mitteldarm.
— Brachiopoden 235.
— Gastropoden 266, 306, **318**.
— Lamellibranchier 337, 345—346.
— Säugetiere (Allgemeines) 32.
— Sekrete (Allgemeines) 30.
Dünndarmsaft, Laetase (Mensch) 33.
Duodenaldrüsen, Sekretion 34.
Dursterscheinungen, Insekten 513, 630—631.
Dytiscidae (Coleoptera) 489, 553, 608, 616, 629, 648.
Dytiscus (Coleoptera), 491, 541, 543, 545, **550**, 556, 587, 588, 590, 591, 592, 594, 596, 597, 598, 620, 621, 646, 649.

E.

Echinaster (Seesterne) 244.
Echinocardium (Secigel) 248.
Echiniden, s. Echinus, Seeigel.
Echinodermen, s. Seesterne, Schlangensterne, Haarsterne, Seeigel, Holothurien.
— After (Allgemeines) 236.
— Cölom (Allgemeines) 236.
— Darm (Allgemeines) 236.
— Nahrungsaufnahme (Allgemeines) 642, 643, 644, 645.
— Sekretion (Allgemeines) 659.
— Verdauung (Allgemeines) 650.
Echinodermen als Nahrung 285.
— als Wirt 269, 384.
Echinoidea, s. Seeigel.

Echinorhynchus (Acanthocephalen).
— Amylase 175.
— Protease 175.
Echinus (Secigel) 248, 249, 250, 251, 254, 256, 644.
Ectobia (Orthoptera) 611.
Ectoderm,
— Cölenteraten 112, 148.
— Schwämme 101.
Ectoparasiten, s. Parasiten.
Edwardsia (Cölenteraten) 135.
Egel, s. Hirudineen und Hirudo.
Egestionssipho, s. Analsipho.
Eichentriebzünsler, s. Phycis.
Eidechse als Nahrung 446.
Eier als Nahrung 104.
Eiereiweiß, s. Eiweiß.
Eierklar s. Eiweiß.
Eigelb als Nahrung 150, 155.
Einbohren, s. auch Bohren, Bohrwerkzeuge, Mundwerkzeuge, Greifwerkzeuge.
— Acarina, parastiische 476 bis 477.
— Aphaniptera 530.
— Arenicola 193.
— Coleoptera 503, 504, 540.
— Crustaceen 386—399.
— Diptera 529, 530, 531, 574, 576.
— Flagellaten (Anbohren der Beute) 75.
— Gastropoden 269, 288, 289, 290.
— Hemiptera 580—582.
— Hymenoptera 503, 529.
— Insekten 500, 503, 504, 506, 529, 540, 549, 574—576.
— Lamellibranchiaten 331 bis 332.
— Lepidoptera 500, 503, 506, 549.
— Nematoden 177.
— Orthopteren 507, 540.
— Polychäten 193.
— Sarcodinen 52.
— Seeigel 249.
— Zusammenfassung und Vergleichung 646.
Einfluß der Nahrung.
— Hymenoptera 515, 519.
— Insekten (auf Kastenbildung der Sozialen) 498, 515, 517, 518, 519.
— auf Raupe und Schmetterling 498.
Einmieter, in Gallen 529.
Einsiedlerkrebs s. Pagurus.
Einzellige, s. Protozoen und ihre Unterabteilungen.
Eisen,
— Cephalopoden (Leber) 378, 379.
— Crustaceen (absorbiert) 429. (Mitteldarmdrüse) 442, 443.
— Gastropoden (in der Mitteldarmdrüse) 328.
— Lamellibranchiaten (hauptsächlich Mitteldarmdrüse) 347—349.
— Orthopteren (Enddarm) 623.
Eisenfütterung.
— Ascidien 231.
— Cestoden 173.
— Coleopteren 617, 618, 623.
— Crustaceen 410, 428, 429, 430, 436.
— Gastropoden 316.
— Hymenoptera 515, 618, 623, 635.
— Lamellibranchier 344, 345 bis 346, 347, 349.
— Nematoden 187.
— Neuropteren 618.
— Orthopteren 309, 612, 616, 617, 618, 622, 623.
— Polychäten **210—213**, 214.
— Tunicaten 231.
— Turbellarien 163.
— Zusammenfassung und Vergleichung 658, 659.
Eisenia (Oligochäten) 197, 199, **200**.
Eiseninjektionen in die Leibeshöhle.
— — Coleoptera 605.
— — Decapoden 410, 428, 436.
— — Orthopteren 605, 623.
— — Zusammenfassung und Vergleichung 659.
Eisenoxyd, in der Radula von Gastropoden 275.
Eiweiß, s. auch Albuminoide, Albumoide, Proteide, Eiweißreserve.
— Absorption: Allgemeines 41.
— Allgemeines 17—20.
— Ameisen (in Kohlrabi) 525.
— Analyse 17.
— Arten verschiedener Eiweißkörper 19.
— Aufnahme ins Blut (Allgemeines) 41.
— Biene: Nahrung der Königinlarve 516.
— — — — Arbeiterlarve 516.
— — — — Drohnenlarve 516.
— Cestoden (als Nährboden für) 171.
— Cephaloden (Speichel) 357.
Eiweiß, Cephaloden (Reserve) 378.
— — (Verdauungssaft) 365.
— Cölenteraten (Aufbau) 147.
— Crustaceen (Reserve) 439.
— Decapoden (Magensaft) 402.
— Eigenschaften, allgemein 18.
— Fettquelle 42. (Dipteren) 638.
— Glykogenquelle (Crustacecn) 439.
— Galle (Säugetiere) 43.
— in Gallen 529.
— Gastropoden (Mitteldarmdrüse) 329.
— — (im Verdauungssaft) 296.
— — (Reserve) 325.
— Insekten (im Mitteldarmsaft) 587.
— — (Mitteldarm) 602.
— Hydrolyse (Allgemeines) 17.
— Kohlehydratquelle 42, 439. 638—639.
— Lepidoptera (Bildung aus Atemluft etc.) 532.
— Lumbricus (Reserve) 203.
— Nahrungsmittel (allgemein) 21.
— Oligochäten 203.
— im Pollen 512.
— Reaktionen 19.
— Reservestoff, s. Eiweißreserven.
— Säugetiere 43.
— Seeigel (in den Wanderzellen) 256.
— Seesterne 246.
— Spaltung (Allgemeines) 20.
— Zuckerquelle (Dipteren) 638—639
— Wichtigkeit als Nahrung (allgemein) 21.
— Zusammenfassung und Vergleichung (aufgebaut) 658.
Eiweißartige Substanzen, s. Albuminoide und Eiweiß, Albumoide, Proteide.
Eiweißdrüse, Gastropoden 327.
Eiweißkörner, s. Proteinkörner, Proteinkristalle, Eiweiß und Eiweißreserven.
Eiweißreserve, s. auch Eiweiß.
— Allgemeines 42.
— Arachnoidea 474.
— Cephalopoden 378.
— Cölenteraten 147.
— Crustaceen 439.
— Gastropoden 325.
— Holothurien 266.
— Insekten 602, 632—633, 635.

Eiweißreserve, Oligochäten 203.
— Säugetiere 42—43.
— Sarcodinen 72—73.
— Schlangensterne 246, 247.
— Seeigel 256.
— Seesterne 246.
— Skorpionina 474.
— Turbellarien 163.
— Zusammenfassung und Vergleichung 665.
Eiweißverdauung, s. Protease, Pepsin, Trypsin, Erepsin.
Eiweißzellen, s. auch Speicheldrüsen, Fermentzellen, Sekretzellen.
— Acarina, parasitische 478.
— Cephalopoden 357, 358.
— Cölenteraten 138.
— Crustaceen 438.
— Turbellarien 161.
Ejektionssipho s. Analsipho.
Elektion, s. Nahrungswahl.
Eledone (Cephalopden) 357, 360, 361, 362, 364, 369, 373, 376, 378, 648, 655.
Ellopia (Lepidoptera) 499.
Emberiza als Nahrung 450.
Empfangsvakuole, s. Vakuole.
Emulsin (Allgemeines) 16.
Enchelyodon (Infusorien) 83, 84.
Enddarm, s. auch Enddarmcöka, Ileum, Kolon, Rektum.
— Allgemeines 39—41, 663.
— Arachnoidea 470—472.
— Araneiden 471—475.
— Ascidien 230.
— Brachiopoden 235.
— Cephalopoden 376.
— Chilopoden 488.
— Coleoptera 587, 618, 619, 620, 621.
— Copepoden 433.
— Crustaceen 380, 413, 422, 426, 428, 433—434.
— Decapoden 422, 428.
— Diplopoden 488.
— Diptera 618.
— Echinodermen (Allgemeins) 236.
— Entomostraken 425, 426.
— Gastropoden 266, 269, 318—321.
— Hemiptera 624.
— Hirudineen 224.
— Holothurien 260, 265.
— Hymenoptera 595, 618, 619, 621, 623, 624.
— Insekten 40, 514, 517, 552, 586—587, 595, 616—624, 625, 632, 639, 640.
Enddarm, Lamellibranchier 330, 342, 345—347, 348, 376—377.
— Lepidoptera 620, 624.
— Malacostraken 416, 422, 428, 433—434.
— Myriapoden 488.
— Nematoden 185, 188.
— Nemertinen 174.
— Neuroptera 621.
— Oligochäten 201.
— Orthoptera 552, 616, 618, 619, 621, 622, 623, 624.
— Phalangiden 470.
— Polychäten 207.
— Säugetiere 39.
— Seeigel 253, 256.
— Seesterne 243, **245**.
— Skorpionina 471.
— Tunicaten 230.
— Würmer, höhere (allgemein) 175.
— Zusammenfassung und Vergleichung 663.
Enddarmcöka.
— Arachnoiden 471.
— Crustaceen 34, 426, 434.
— Gastropoden 319.
— Insekten 620, 623—624.
— Seesterne 245.
Enddarmdrüse, s. Drüsen, Enddarmcöka.
Endostyl.
— Appendicularien 231, 232.
— Ascidien 228.
Endoskelett, Araneiden 458.
Enoplidae (Nematoden) 176, 187.
Enoplus (Nematoden) 179, 182, 184, 189.
Entamöba (Sarcodinen) 47.
Enterokinase.
— Allgemeines 30.
— Gastropoden 302.
— Schwein 302.
Enteroxenos (Gastropoden) 269.
Entocolax (Gastropoden) 269.
Entoconcha (Gastropoden) 269.
Entoderm.
— Cölenteraten 112, 131, 148 (siehe auch Nahrungsaufnahme, Magen, Mitteldarm).
— Schwämme, s. deren Verdauungsorgane.
Entomostraken, s. auch Crustaceen (!), Phyllopoden, Ostracoden, Copepoden, Cirripedien.
— Absorption 428, **431**.
— Enddarm 425, 426.
— Fettkörper 437, 664.
— Kaumagen 396.
— Lebensweise 380.
Entomostraken, Leberkörnchen 406, 412.
— Magen 380, 396, 404, 406, 407, 412, 424—426.
— Mitteldarm 380, 396, 406, 407, 412, **424**—426, 431, 433.
— Mitteldarmdrüse 424.
— Mundwerkzeuge 391.
— Nahrung 380—383.
— Ösophagus 396, 426.
— Sekretion des Verdauungssaftes 406.
— Verdauung (Magen) 404.
Entomostraken als Nahrung 112, 380.
Entoparasiten, s. Parasiten.
Entoplasma, s. Plasma.
Enzym, s. Ferment und die Fermente einzeln.
Epeira (Arachnoiden, Araneiden) 447, **448**, 449, 450, 451, **452**, 453, 455, 456, 458, 461, 462, 464, 467, 472, 474, 475.
Epheloten (Infusorien) 90.
Ephemeriden (Orthoptera) 489.
Ephippigera (Orthopteren) 586.
Epibranchialrinne.
— Ascidien 229.
Epipharynx, s. Mundwerkzeuge.
Epiphragma, Gastropoden 326.
Epistom, Brachiopoden 234.
Epithelien als Nahrung 166.
Epistylis (Infusorien) 88.
Epistylis als Nahrung 81.
Equus als Wirt 531.
Erdamöben 62, 63.
Erde als Nahrung 190, 201, 502.
Eremobia (Orthopteren) 618, 619, 622.
Erepsin.
— Allgemeines 27, **29**.
— Cephalopoden 367, 655.
— Insekten 592.
Errantia, s. Polychäten.
Ersatzkönigin (Termiten) s. Termitidae.
Ersatzzellen, Mitteldarm der Insekten 601, 606 bis 607.
Erythraeus, (Acarina, freilebende) 480, 481.
Erythrodextrin, s. auch Dextrin.
— Allgemeines 32.
— Decapoden (Verdauungsprodukt) 405.
— Insekten (Verdauungsprodukt) 593.

Erythrodextrin, Lepidopterenraupe(Mitteldarmsaft: Verdauungsprodukt) 593.
Erythrogranulose, s. Erythrodextrin.
Erythrozyten, Auflösung, s. Blutverdauung.
Esel als Wirt 177.
Essig als Nahrung 176.
Essigsäure 17.
Ester, Allgemeines 15.
— im Waehs 507.
Euehariu m (Araehnoidea) 475.
Eueope (Cölenteraten) 125, 131.
Euflagellaten, s. Flagellaten.
Euglena (Flagellaten) 45, 80, 665.
Euglena als Nahrung 83, 85, 110, 113.
Euglenoiden (Flagellaten) 72.
Euglenoidinen 78.
Eulen (Lepidoptera) s. Noetuidae u. Lepidoptera.
Eulimidae (Gastropoden) 280.
Eumenes (Hymenoptera) 509.
Eunieiden (Polyehäten) 207.
Eupagurus (Crustaeeen) 390, 429.
Euproetis (Lepidopteren) 499, 500, 593, 595.
Eutermes (Termitidae) 517.
Exkrete, s. Kot, Exkretion.
Exkretion, s. aueh Malphigisehe Gefäße.
— Aearina (freilebende) 481.
— Aearina (parasitisehe) 479, 480.
— Araneiden 470, 471, 475.
— Cephalopoden 371.
— Crustaeeen (Mitteldarmdrüsen) 390, 410, 435—436, 490.
— Diekdarm (Säugetiere) 40.
— Gastropoden 308.
— Hirudineen 44, 667.
— Insekten 625, 639.
— Myriapoden 488.
— Oligoehäten 196, 202.
— Polyehäten 209, 216.
— Säugetiere 40.
— Sehwämme 110.
— Zusammenfassung und Vergleiehung 668.
Exoplasma, s. Plasma.
Exsudate der Termitengäste 522.
— der Ameisengäste 521.
Extraintestinale Verdauung s. Außenverdauung.
Extrakte, Verdauung durch, s. Verdauung, die einzelnen Fermente, Speiehel.

F.

Fadenwürmer, s. Nematoden.
Fallen, s. Greifwerkzeuge, Nahrungserwerb.
— Araehnoiden 447—449.
— Neuroptera 494.
Faltenwespen s. Vespidae.
Fang, s. Nahrungserwerb.
Fangarme, s. Tentakeln.
Fangbein, Hemiptera 494.
— Malaeostraken 385.
— Orthoptera 493.
Fangfäden, s. Greifwerkzeuge, Nahrungserwerb.
Fanggehäuse, s. auch Greifwerkzeuge und Nahrungserwerb, Netze.
— Appendieularien 232—233, 642.
— Zusammenfassung und Vergleiehung 642.
Fangsekret, s. Klebsekret.
Fangsehleim, s. Sehleimsekretion und Klebsekret.
Fangwerkzeuge, s. Greifwerkzeuge, Netze u. Nahrungserwerb.
Farbstoffe, s. aueh Gallenfarbstoffe, Hämoglobin, Chlorophyll, Lipoehrome.
— Cephalopoden (Leber) 371, 378—379.
— Crustaeeen (Mitteldarmdrüse) 442—443.
— Gastropoden (Mitteldarmdrüse) 329—330.
— Hirudineen (Hirudin) 220.
— Lamellibranehier 347—349.
— Lepidoptera 640.
— Oligoehäten 197, 198, 202 bis 203.
— Polyehäten 216.
— Zusammenfassung und Vergleiehung 667.
Farbstoffütterung.
— Appendieularien 232.
— Araehnoiden 468, 469.
— Braehiopoden 234.
— Cephalopoden 374.
— Cestoden 173.
— Cölenteraten 126, 128, 129, 140, 144, 145.
— Coleoptera 589, 615, 617, 622.
— Crustaeeen 410, 427, 428, 433, 436.
— Deeapoden 410, 427—428, 29, 433, 436.
— Diptera 589.
Farbstoffütterung Gastropoden 297, 313, 314, 316.
— Hirudineen 224.
— Hymenoptera 515, 519.
— Infusorien 87, 90, 93, 94, 96.
— Insekten 515, 519, 552, 589, 615, 616, 617, 618, 622, 636.
— Isopoden 432.
— Lamellibranehiaten 334, 340, 342, 343—344, 346, 348, 349.
— Lepidoptera 589, 615, 616, 635, 636.
— Nematoden 183, 187.
— Oligoehäten 198, 201, 202, 203.
— Orthoptera 552, 589, 615, 616, 617, 618, 622.
— Polyehäten 210, 211, 212, 213.
— Sarcodinen 59, 62.
— Sehwämme 107, 108, 109.
— Seesterne 244—245.
— Skorpione 469.
— Trematoden 167.
— Tunieaten 232.
— Turbellarien 161, 162, 163.
Farbstoffinjektionen in die Leibeshöhle, s. aueh Eiseninjektionen.
— Cephalopoden 371.
— Coleoptera 605.
— Crustaeeen 410, 433, 436.
— Deeapoden 410, 436.
— Gastropoden 293, 308, 309, 318.
— Infusorien (Vitalfärbung) 94, 96, 97.
— Insekten 605, 623.
— Nematoden 190.
— Orthoptera 605, 623.
— Sehwämme 109.
Favia (Cölenteraten) 124, 642.
Federn als Nahrung 495.
Fermente, s. vor allem die einzelnen Fermente (Namen S. 27 angegeben).
— Allgemeine Zusammenstellung 27—34.
— Araehnoidea (giftige) 452.
— Cellulosebefreiung 22 (s. Holzverdauung).
— Cephalopoden (Magen) 366.
— — (Speiehel) 361.
— Cestoden 171.
— Cölenteraten 112.
— — (extraeelluläres) 140.
— — (intraeelluläres) 144.
— Darm (allgemein, Säugetiere) 26.
— Diptera, der kommensalen Sproßpilze 578.
— fettlösende (allgemein) 31 (s. Lipase).

Fermente, Flagellaten 79.
— Gastropoden (Speichel) 277.
— — (Pflanzenfresser): Speichel 277.
— — (proteolytisches) 305.
— — (Fleischfresser): Speichel 285.
— Infusorien 95, 97.
— für Kohlehydrate (allgemein) 32 (s. Kohlehydratverdauung).
— Lamellibranchier 341, 342.
— Nematoden (intracellulär) 189.
— für Polysaccharide (allgemein) 32.
— Reaktionen (allgemein) 26.
— Sarcodinen 61—69.
— Schwämme 109.
— Seesterne 242.
— Speicheldrüsen (allgemein, Säugetiere) 24.
— Trematoden (Darm) 170.
— — (Phagocyten) 169.
— Tunicaten 230, 231.
— Untersuchung (allgemein) 20.
— in Vakuolen, s. Vakeulen.
— Wirkung (allgemein) 26.
— Turbellarien (trypsinähnlich) 162—163, 654.
— — (extracellulär) 159—161.
— Zusammenfassung und Vergleichung 651—656.
Fermentsekretion, s. Sekretion des verdauenden Saftes.
Fermentzellen, s. Sekretion des verdauenden Saftes, auch Sekretzell n.
Ferrin, Cephalopoden (Leber) 379.
— Crustaceen 443.
— Gastropoden 330.
— Lamellibranchier 348.
Fette, s. auch Fettabsorption, Fett als Nahrung, Fettbildung, Fettkörper, Fettreserven, Fettsäure, Fettverdauung, Lipase, Lipoidzellen.
— Acarina, freilebende (Mitteldarm) 481.
— Aufbau 16, 658.
— Cephalopoden 374—375, 377.
— Cölenteraten 147.
— Crustaecen (Saugröhren von Saceulina) 389.
— — (Mitteldarm) 411, 435.
— Decapoden (Stoffwechsel) 430.
— Isopodensekretionszellen 411.
Fette, Lamellibranchier (Krystallstiel) 341.
— — (in der Mitteldarmdrüse) 347.
— Lepidoptera (Nahrung) 592.
— Lymphgefäße 41.
— Sacculina (Saugröhren) 389.
— Turbellarien (Parenchym) 160, 163.
— Verarbeitung in Darmzellen, s. Fettabsorption.
Fett als Nahrung, Allgemeines 15.
— — — Biene: Arbeiterlarve 516.
— — — — Drohnenlarve 516.
— — — — Königinlarve 515, 516.
— — — Cölenteraten 140.
— — — Infusorien 81.
— — — Lepidoptera 592.
Fettabsorption, s. auch Absorption.
— Allgemeines 31, 41.
— Cephalopoden 375, 376.
— Cestoden 173.
— Crustaceen 428, 429, 430, 432, 435.
— Decapoden 428, 430, 431.
— Gastropoden 315, 316, 319.
— Holothurien 265.
— Insekten 552, 614—615, 616, 618.
— Isopoden 432.
— Oligochäten 200.
— Polychäten 210, 213.
— Seesterne 245.
— Trematoden 170.
— Turbellarien 163.
— Zusammenfassung und Vergleichung 667.
Fettäther, der Ameisengäste 521.
Fettaufbau, s. Fettbildung.
Fettbildung, s. auch Absorpta.
— Coleoptera 615.
— Diptera 638.
— Gastropoden 316, 324.
— Infusorien 99.
— Lepidoptera 531.
— Orthoptera 638.
Fettkörper, s. auch Fett, Fettreserven, Reserven.
— Arachnoiden 472—473.
— Araneiden 472—473.
— Cephalopoden (Leber mit F. verglichen) 377.
— Cladoceren 437.
— Crustaceen 382, 437, 438.
— Entomostraken 437, 664.
— Insekten 328, 634—636, 664.
— Myriapoden 481, 664.
Fettkörper, Nematoden 185, 188—189.
— Phalangiden 473.
— Skorpione 477.
— Zusammenfassung und Vergleichung 664.
Fettreserven, s. auch Fett, Fettkörper, Reserven und Öl als Reserve.
— Allgemeines 42.
— Arachnoiden 465, 466, 467, 472—473.
— Araneiden 466, 467, 473.
— Cephalopoden 374—375, 377.
— Cestoden 174.
— Cölenteraten 147.
— Crustaceen 389, 437.
— Flagellaten 80.
— Gastropoden 324.
— Infusorien 80, 98, 665.
— Insekten 632.
— Lamellibranchier 341, 347.
— Nematoden 189.
— Oligochäten 203.
— Phalangiden 472—473.
— Polychäten 216.
— Sarcodinen 72.
— Schwämme 110.
— Seeigel 256.
— Seesterne 244, 245, 246.
— Skorpionina 472.
— Turbellarien 163.
— Zusammenfassung und Vergleichung 665.
Fettsäure, s. auch Lipase.
— Allgemeine Chemie 16, 17.
— Bildung durch Fermente 31.
— Nematoden (Bildung bei Anoxybiose) 189.
— Oligochäten (Bildung bei Anoxybiose) 203.
— im Pollen 512.
— im Wachs 17, 507.
Fettspaltung, s. Lipase.
— Allgemeines 31.
Fettverdauung, s. Lipase.
Fettwanderung, s. auch Fettabsorption.
— Cephalopoden 376.
— Crustaceen 434, 435.
— Isopoden 435.
Fettzellen, s. auch Absorptionszellen.
— Isopoden 432.
— Nematoden 189.
— Reservespeicher (Allgemeines) 42.
Fibrin, s. Protease.
— Allgemeines 19.
Fibrinogen, Bildung 668.
Fibrinverdauung, s. Protease.
Filaria (Nematoden) 177, 178, 186.

Filosa (Sarcodinen) 45.
Filter, s. auch Filtermagen, Drüsenfilter, Mitteldarmfilter, Reuse, Kaumagen.
— Crustaceen 413—424, 433.
— Decapoden 433.
— Dipteren 544, 572.
— Malakostraken (Pylorus) 397, 413—424.
— Polychäten 211.
— Zusammenfassung und Vergleichung 662.
Filtermagen.
— Decapoden 421—424, 433.
— Malacostraken 413—424.
Finnen (Cestoden) 171, 178.
Fische, s. Pisces.
Fischegel 217.
Flagellaten.
— Absorpta 79.
— Amylase 79.
— Assimilate 80.
— Bakteroiden 80.
— Cytostoma 74, 77.
— Einbohren 75.
— Fett als Reserve 80.
— Geißel 73.
— Greifwerkzeuge 73—77.
— Haftwerkzeuge 79.
— Kohlensäureassimilation 73.
— Kot 79.
— Lebensweise 74—78.
— Lobopodien 74, 75.
— Mund 75, 77, 78, 79.
— Nahrung 73.
— Nahrungsaufnahme 74, 75. 645.
— Nahrungsfang 74, 75.
— Nahrungswanderung 77.
— Öl als Reserve 80.
— Paramylum 80.
— Protease 79.
— Pyrenoide 80.
— Reservestoffe 80.
— Schleimsekretion 76.
— Übernährung 80.
— Vakuolen 75, 76, 77, 79.
— Verdauung 79.
— Zellmund 77.
Flagellaten als Nahrung 65, 381, 382.
Flaschenzellen, Araneiden 466—468, 473, 474, 475.
Fleischextrakt 119.
Fleischfliegen, s. Calliphora.
Fleischfresser, s. auch Parasiten.
— Acarina, freilebende 480.
— Arachnoiden 443—456.
— Cephalopoden 350, 370.
— Cölenteraten 112, 113.
— Crustaceen 380, 382, 383, 384.
— Flagellaten 79.
— Gastropoden 266.
Fleischfresser, Hirudineen 217, 221, 225.
— Holothurien 250.
— Infusorien 80, 81, 84, 85, 90.
— Insekten 490—494, 496, 500, 507, 508, 509, 510, 518, 535.
— Lamellibranchier 330.
— Myriapoden 482.
— Oligochäten 190, 191.
— Polychäten 204.
— Sarcodinen 45.
— Schlangensterne 246.
— Schwämme 110.
— Seeigel 248—249.
— Seesterne 236.
— Suctorien 90.
— Tardigrada 443.
— Tunicaten 226.
— Turbellarien 150—151.
Fleisch als Nahrung, s. unter einzelnen Tiergruppen und -arten und Fleischfresser.
Fliegen, s. Musca und Dipteren.
Fliegenlarven, s. Musca und Dipteren.
Flimmerepithel, s. Strudelung, meist Cilien.
Flimmerring,
— Appendicularien 231.
— Ascidien 226.
— Tunicaten 226.
Flimmerrinne, Gastropoden 312.
Flimmerzellen, Haarsterne 247.
Flossenschnecken, s. Pteropoda, Gastropoden.
Flußkrebs, s. Astaeus.
„Fonction d'arrêt".
— Allgemein 663.
— Crustaceen (Mitteldarmdrüse) 436.
— Gastropoden 318.
— Zusammenfassung und Vergleichung 663.
Foraminiferen (Sarcodinen) 46, 56, 60, 61, 62, 67, 69, 642.
Foraminiferen als Nahrung 257.
Formica (Hymenoptera) 519.
Formicidae (Hymenoptera) 501, 518—525, 539, 540, 557, 564—566, 571, 610, 621, 628.
Forscalia (Cölenteraten) 124, 125, 141.
Freie Säure, s. Säure, freie.
Freßgesellschaften, s. Verschmelzen.
Freßperioden,
— Crustaceen 382.
Freßperioden, Insekten 629—631.
— Lamellibranchier 330, 348.
Freßpolypen, Cölenteraten 121, 128.
Frittilarien (Appendicularien) 232, 642.
Frontonia (Sarcodinen) 46.
Frosch, s. Rana.
Froscherythrocyten 97.
Fruchtzucker, s. Fruktose.
Fruktose, s. auch Invertzucker.
— Allgemeines 11.
— Bildung 33, 34.
— — durch Insekten 595.
Früchte als Nahrung 268, 496, 500.
Füllgewebe, s. Isolationsgewebe, Zwischengewebe, Bindegewebe.
Fulerum (Dipteren) 573.
Fulgur (Gastropoden) 291, 648.
Funduszellen, s. Eiweißzellen.
Fungia (Cölenteraten) 124, 642.
Funiculina (Cölenteraten) 137.
Fuscus als Wirt 387.
Futter, s. Nahrung.
Futterwechsel, Einfluß des, s. Einfluß.

G.

Gärung 11.
— Nematoden (Anoxybiose) 189.
— Oligochäten (Anoxybiose) 203.
Galaktose,
— Bildung durch Cytase 33.
— Gastropoden (Verdauungsprodukt) 299.
Galathea (Crustaceen, Malacostraken) 429, 438.
Galeodes (Arachnoidea, Solifugidae) 446, 468.
Galeodidae (Arachnoidea, Solifugidae) 446, 458.
Galle, s. auch Gallenfarbstoffe, Gallensäure.
— Allgemeines bei Säugetieren 43.
— Amylase (allgemein) 33.
— Fettverdauung (allgemein) 32.
— Insekten 639.
Galle als Nahrung 166 bis 167.
Gallen, Diptera 528.

Gallen, Hemiptera 527, 528.
— von Insekten 527—529.
Gallenbestandteile, siehe Gallenfarbstoffe, Gallensäuren, Galle.
Gallenfarbstoffe.
— Allgemeines, (Säugetiere) 43—44.
— Arachnoidea 474.
— Cephalopodenleber 378.
— Crustaceen 442.
— Gastropoden 329.
— Hirudineen 44, 667.
— Insekten 639—640.
— Lamellibranchier 347.
— Nachweis (allgemein) 44.
— Zusammenfassung und Vergleichung 667.
Gallensäure, s. auch Galle.
— Allgemeines 43.
— Arachnoidea 474.
— Cephalopoden 378.
— Crustaceen 442.
— Gastropoden 329.
— Insekten 639–640.
— Lamellibranchier 347.
— Trematoden 167.
— Zusammenfassung und Vergleichung 667.
Gallensalzes. Gallensäuren.
Galleria (Lepidoptera) 17, 20, 500, 503, 507, 527, 592, 593, 596, 628, 631.
Gallerte (Fermente).
— Lamellibranchiaten 338 bis 342.
— Sarcodinen 65, 66.
— Zusammenfassung und Vergleichung 643, 656.
Gallschmarotzer 529.
Gallmilben, s. Phytoptiden.
Gallmücken, s. Cecidomyia.
Gammarus (Crustaceen, Amphipoden) 383, 407, 411, 419.
Garneelen als Nahrung 350.
Gastralfilamente, siehe auch Mesenterialfilamente.
— Cölenteraten 133.
Gastropacha (Lepidoptera) 497, 545, 626, 644.
Gastrophilus (Lepidoptera) 531.
Gastropoden.
— Aasfresser 267, 280.
— Absorpta 321—327.
— Absorption 310—318, 319.
— Achrooglykogen 323.
— Acrembolischer Rüssel 280.
— After 269, 318, 320.
— Albumin im Säurespeichel 286.
— Aminosäuren 379.
— Amygdalin, Verdauung durch Speichel 278.
Gastropoden.
— Amylase (Verdauungssaft) 295, 298—299, 303.
— — (Speichel) 276, 277—278, 285.
— Analdrüsen 319.
— Asparaginsäure i. Speichel 286—287, 288—289, 293, 649.
— Aussenverdauung 285, 289, 291.
— Autolyse (Mitteldarmdrüse) 304.
— Blinddarm 266, 305.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 321.
— Blutverdauung 317.
— Bohrwerkzeuge 285, 286, 287, 289—291.
— Cellulase 21, 33, (Speichel) 278, 299, 302, 303.
— Chlorophyll 329.
— Chloroplasten 317, 318.
— Cholechrom 330.
— Cilien 311, 312, 314, 318, 319.
— Cökum 305, 314.
— Cytase, s. Cellulase.
— Darm 295—321, 323, 661.
— Darmkot 313, 314, 320.
— Drüsen, (nicht zum Verdauungsapparat gehörig) 294.
— Drüsenkot 312.
— Dünndarm 266, 306, 318.
— Einbohren 269, 288, 289, 290.
— Eisen in der Mitteldarmdrüse 328.
— Eisenfütterung 316.
— Eisenoxyd in der Radula 275.
— Eiweiß im Verdauungssaft 296.
— — (Reserven) 325.
— — in der Mitteldarmdrüse 329.
— Eiweißdrüse 327.
— Eiweißverbrauch 327.
— Enddarm 266, 269, 318—321.
— Enddarmcöka 319.
— Enterokinase 302.
— Epiphragma 326.
— Exkretion 308.
— Fangschleim 295.
— Farbstoffe (Mitteldarmdrüse) 329—330.
— Farbstoffütterung 297, 313, 314, 316.
— Farbstoffinjektion in die Leibeshöhle 293, 308, 309, 318.
— Fermente, s. die einzelnen Fermente.
— Fermentzellen (Mitteldarm) 306—310.
Gastropoden.
— Fermentzellen d. Speicheldrüsen 279.
— Ferrin (Mitteldarmdrüse) 330.
— Fett (Reserve) 324–325.
— Fettabsorption 315, 316, 319.
— Fettbildung 316, 324.
— Fettverbrauch 327.
— Flimmerfurche (Magen) 312.
— Fonction d'arrêt (Mitteldarmdrüse) 318.
— Freßakt (Pflanzenfresser) 274.
— — (Fleischfresser) 283, 285–291.
— Fußdrüse 327.
— Galaktose (Verdauungsprodukt) 299.
— Gallenfarbstoffe der Mitteldarmdrüse 329.
— Gallensäure in der Mitteldarmdrüse 329.
— Gifte 284, 285—296.
— Giftdrüse 283, 284.
— Globulin in der Mitteldarmdrüse 325, 329.
— Glukose (Verdauungsprodukt) 299.
— Glykogen (Darmzellen) 319, (Speicheldrüsen) 279.
— — (Reserve) 312, 322–323, 327, 328.
— Glykogenase 278, 285.
— Glykogenbildung 323.
— Glykosidspaltendes Ferment 278.
— Greifwerkzeuge 272—275, 279, 280—283, 295.
— Hämatin (Mitteldarmdrüse) 329.
— Hämoehromogen (Mitteldarmdrüse) 330.
— Harnstoff im Speichel 286.
— Hepatoehlorophyll 329.
— Hexosen (Verdauung) 299, 300.
— Hexotriosen (Verdauung) 299.
— Homophagie 270–272.
— Hungererscheinungen 323, 327—328.
— Hypobranchialdrüse 295.
— Hypoxanthin in der Mitteldarmdrüse 325, 329.
— Invertase (Verdauungssaft) 278, 298—299.
— Jecorin (Mitteldarmdrüse) 325.
— Kali (Speichel) 283.
— Kalk (Reserven) in Mitteldarmdrüse 325—327, 328.
— Kalkzellen 306, 321, 322, 324, 325—326.

Gastropoden.
— Katalase 278.
— Kaumagen 266, 295, 314, 396, 555.
— Kiefer (Pflanzenfresser) 272, 274, 275.
— — (Fleischfresser) 279, 283.
— Klebsekret 295.
— Kohlehydratverbrauch 327.
— Kohlensäure (Säuresekretion) 293.
— Kot 313—314, 320—321.
— Kothülle 320—321.
— Kropf 275, 295, 296, 311, 314, 396.
— Laetase 34.(Speichel): 278, (Mitteldarmsaft): 299.
— Lebensweise 266—274.
— Leber, s. Mitteldarmdrüse.
— Leberkot 313.
— Lecithin (Reserve) 325.
— Leibleinsche Drüse 294.
— Leydigsche Zellen 321, 322, 324, 327, 328.
— Lipase 278, 285, 300.
— Lipoide (Reserven) 325.
— Lippen 272.
— Magen 295, 303, 305, 312, 313, 314, 316, 319.
— Magnesia (Speichel) 287.
— Maltase (Speichel): 278, (Mitteldarmsaft): 299.
— Manninotriose (Verdauung) 299.
— Mannose (Verdauungsprodukt) 299.
— Milchsäurebildung 202, 309.
— Mineralien, Mitteldarmdrüse 325—326, 328—329.
— Mineralsäuren, s. Säuren,
— Mitteldarm 266, 305, 306, 311—314, 315, 316—317, 318—320.
— Mitteldarmdrüse 266, 276, 285, 295, 296, 304—311, 313—318, 327—330.
— — chemische Zusammensetzung 328—329.
— — als ernährendes Organ: Reserven 321, 323, 327.
— — als Resorptionsorgan 310.
— — phagozytäre Verdauung 317.
— Mitteldarmdrüsenferment, s. meist die einzelnen Fermente 295.
— Mucin 276, 277, 323, 648.
— Mund (Pflanzenfresser) 272.
— — (Fleischfresser) 281.
— — (Parasiten) 269.
— Mundbewaffnung 266, 272 bis 275, 279, 282—283.
— Nahrung (Fleischfresser) 266—267.

Gastropoden.
— Nahrung (Pflanzenfresser) 267—278, 283, 303.
— Nahrungsaufnahme 269 bis 295.
— — (Pflanzenfresser) 272—279, 642, 645.
— — (Fleischfresser) 205, 279—283, 287—291, 295, 303.
— — Zusammenfassung und Vergleichung 642, 645.
— Nahrungserwerb 266.
— — (Pflanzenfresser) 267—268, 272—279.
— — (Fleischfresser) 266—277, 279, 294—295.
— Nahrungswahlvermögen 269—272.
— Nahrungswandern 274, 311.
— Nalepasche Drüsen 276, 279.
— Nesselkapseln 305.
— Nucleoalbumin in der Mitteldarmdrüse 285, 325, 329.
— Ösophagus.
— — (Pflanzenfresser) 274, 275.
— — (Fleischfresser) 281, 283, 285, 292, 294—296, 303, 316—317.
— Ösophagusdrüsen 275, 294.
— Parasiten 268—269, 283.
— Pentosan (Verdauung) 297.
— Pentosen (Verdauungsprodukt) 299, 300.
— — (Reserve) 324.
— — Speichel 278.
— Pentosesäure 297—299, 300, 303, 324.
— Pepsin 301.
— Pepton 268, 293.
— Peristaltik 295, 310—314.
— Phagocytose 305, 317—318, 328, 656, 657.
— Pharynx.
— — (Fleischfresser) 281, 283, 284.
— — (Pflanzenfresser) 272—275, 279, 292, 295.
— Phosphate (Verdauungssaft) 297.
— Phosphorsaures Eisenoxyd 326.
— Pigmente der Mitteldarmdrüse 329—330.
— Polyhexosen (Verdauung) 299.
— Proprotease 302.
— Protease 278, 285, 291, 300—305, 318, 646, 648, 655—656.
— Proventrieulus, s. Kropf.
— Purpurdrüse 295.

Gastropoden.
— Radula (allgemeines) 266, (Pflanzenfresser) 272, 275, 295.
— — Chemie der (Pflanzenfresser) 275.
— — (Fleischfresser) 279—280, 281, 283, 285, 289, 294.
— — (Parasiten) 269.
— — (Zusammenfassung u. Vergleichung) 645.
— Raffinose (Verdauung) 299.
— Reaktion des Speichels 276, 278, 285, 286, 294; des Verdauungssaftes 296—298, 299, 301, 303, 304, 317.
— Reserven 321—328, 664.
— Resorption, s. Absorption.
— Rhamnosan 297, 300.
— Rostrum 280.
— Rüssel (Fleischfresser) 267, 280—283, 284.
— Säuren im Speichel 285—294, 297, 298, 300, 303, 304, 324, 649.
— Säuredrüsen 291—294.
— Salzsäure im Speichel 286—287, 649.
— Saugen 275, 285.
— Schale 326, 329.
— Schleimdrüsen 279, 295, 319, 326.
— — (Mitteldarm) 306, 309, 319.
— — (zum Beutefang 295).
— Schleimzellen der Speicheldrüsen 279.
— Schutzwaffen 287, 295, 305—306.
— Schwefelsäure im Speichel 286—291, 293—294, 649.
— Sekretion der Speicheldrüsen, s. die Speicheldrüsen.
— — der Verdauungssäfte 279, 292, 305, 306—310, 321.
— Sekretzellen, s. Fermentzellen.
— Sempersches Organ 275.
— Sinnesorgane zur Nahrungswahl 270.
— Speichel s. auch Speicheldrüsen (Ferment) 277.
— — (Glykolyse) 278.
— — (Invertin) 278.
— — (Protease) 291.
— — (Säure) 285.
— — (Fermentsekretion) 278 bis 279.
— Speicheldrüsen, (Allgemeines) 206. (Pflanzenfresser) 275—279, 283—295, 648, 649.
— — (Fleischfresser) 275, 276, 278, 279, 283—295. 648—649.

Gastropoden, Speicheldrüsen (Glykogengehalt) 323.
— Stachyose(Verdauung)299.
— Stilett 282—283.
— Subösophagealdrüse 294.
— Taurin in der Mitteldarmdrüse 325, 329.
— Troikart 282—283.
— Trypsin 301.
— Tryptophan (Verdauungsprodukt) 303.
— Verdauung: Speichel (Fleischfresser),285.(Pflanzenfresser) 276—279.
— — im Ösophagus u. Kropf (s. die Fermente) 296—305.
— — Vergleichung 660.
— Vorderdarm 206, 266, 281. 283, 294—296, 316—317.
— Vorderdarmdrüsen, siehe Speicheldrüsen.
— Wintersehlaf, 323, 326, 327.
— Xylanase 33, (Speichel) 278, 300.
— Zähne 283, 295, 296.
— — (Pflanzenfresser) 272, 274, 275, 295—296.
— — (Fleischfresser) 279—280, 282—283, 285, 289.
— Zucker (in der Mitteldarmdrüse) 327.
— Zunge (Allgemeines) 206. (Fleischfresser) 279—280, 281, 282—285, 289.
— — (Pflanzenfresser) 272—275.
— Zungenmuskeln (Pflanzenfresser) 273.
— Zymocyten, s. Fermentzellen.
— Zwitterdrüse 325.
Gastropoden als Nahrung 150, 156, 267, 482.
Gaumensegel, s. Mund.
Gecarcinus (Crustaceen Decapoden) 380, 383.
Geißel, Flagellaten 73.
Geißelamöben, s. Flagellaten.
Geißelschlag, Schwämme 105, 106.
Geißeltiere, s. Flagellaten.
Geißelzellen.
— Ascidien 228, 229.
— Schwämme 101, 105, 106.
Geißelkammer, Schwämme, s. Magen.
Gespenstheuschreecke, (Orthoptera) 530.
Geonemertes (Nemertinen) 174.
Geophiliden (Myriapoden) 482.
Geotrupes (Coleoptera) 551, 553, 584, 587, 622, 630.
Gerardia als Wirt 390.
Gerberlohe als Nahrung 502.
Gerbstoff, in Pflanzen 499.
Geschmacksorgane, s. Sinnesorgane.
Gewebssäfte als Nahrung, s. Parasiten.
Gift, Acarina, freilebende 481.
— Allgemeines 24, 45.
— Arachnoidea 445, 446, 449, 450—451, 650.
— Araneiden 449.
— Cephalopoden, 352, 360, 361, 362, 650.
— Chilopoden 483.
— Coleoptera 492, 543.
— Cölenteraten 111, 115, 117, 118, 650.
— Gastropoden284,285—296.
— Hymenoptera 361.
— Infusorien 90, 94.
— Insekten 492, 511, 543, 544, 563.
— — (Bienen) 361.
— — (Wespen) 507, 508, 509.
— Munddrüsen 24.
— Myriapoden 483—485.
— Nematoden 183.
— Nemertinen 174.
— Polychäten 206, 647, 650.
— Sarcodinen 49, 55, 65.
— Seesterne 240.
— Skorpione 444, 650.
— Solifugen 446.
— Suctorien 90.
— Turbellarien 153.
— Zusammenfassung und Vergleichung 646, 650.
Gift, Unschädlichmachendes, durch Leber 45.
— zur Reizung der Sekretion, Gastropoden 292.
Giftdrüsen, s. meist Gift.
— Arachnoidea 450.
— Chilopoden 483.
— Gastropoden 283, 284.
Gifteiweiß, Arachnoidea 452.
Glandulae buccales, s. Speicheldrüsen.
— maxillares, s. Speicheldrüsen.
— submaxillares, siehe Speicheldrüse.
Glanzkörper, s. Reserven.
Glaucoma (Infusorien) 98, 99.
Glaucoma als Nahrung 81, 82, 110.
Gliederschaler, s. Entomostraken.
Globulin, Allgemeines 19.
— Cephalopoden (Verdauungssaft) 365.
— Decapoden 402.
— Gastropoden 325, 329.
Globulin, Insekten 587, 591.
— Lamellibranchier, Krystallstiel 341.
— Sarcodinen, Lösung durch 65.
Glochidium (Lamellibranchier) 332.
Glomeris (Myriapoden) 484, 486, 488.
Glossa, s. Mundwerkzeuge.
Glukose, s. auch Invertzucker.
— als Absorptum (allgemein) 41.
— Allgemeines 11, 13, 41.
— Bienen: als Nahrung der Königin 515.
— Bildung (allgemein) 33, 34.
— Dünndarmmaltase, Säugetiere 24.
— Gastropoden 299.
— Holothurien 264.
— Hymenoptera 515.
— Insekten 515, 548, 593.
— Isopoden 405, 432.
— Lamellibranchier 341.
— Nematoden 189.
— Orthoptera 548.
— Seesterne 243.
Glycera (Polychäten) 206.
Glyceriden 206, 647.
Glycerin 15, 16, 31, 41.
Glycyl-l-tyrosin, Verdauung, Nematoden 185.
Glykocholsäure, Leber der Wirbeltiere 43.
Glykogen, s. auch Glykogenbildung, Glykogenreserven.
— Allgemeines 13.
— Chemie des 13, 14.
— Arachnoidea 473.
— Araneiden 473.
— Crustaceen (in der Mitteldarmdrüse) 438, 439.
— Gastropoden(Speichel)279.
— — (Darm) 319.
— Isopoden 439.
— Lamellibranchier (Mitteldarmdrüse) 347.
— Nematoden 186, 187, 189.
— Oligochäten 199, 203.
— Zusammenfassung und Vergleichung (Mitteldarmdrüse) 666, (Leber, Assimilat) 667.
Glykogenase, s. auch Amylase.
— Allgemeines 27, 33.
— Arachnoidea 473.
— Cephalopoden 33, 368.
— Cestoden 33.
— Cölenteraten 145.
— Crustaceen 405.
— Decapoden 405.

Glykogenase, Gastropoden (Fleischfresser): Speichel 278, 285.
— Insekten 33.
— Nematoden 33, 186, 189.
— Oligochäten 199.
— Skorpionina 473.
Glykogenbildung.
— Crustaceen 439.
— Nematoden 187.
— Sarcodinen 67, 69, 72.
— Zusammenfassung und Vergleichung 658.
Glykogenreserve, s. auch Glykogen.
— Allgemeine Verbreitung 42.
— Ascidien 231.
— Cephalopoden 377.
— Cestoden 174.
— Gastropoden 321, 322—323, 327, 328.
— Infusorien 98.
— Insekten 636.
— Lamellibranchier 347.
— Nematoden 186, 187, **189.**
— Oligochäten 199, 203.
— Polychäten 216.
— Sarcodinen 69, 72.
— Schwämme 110.
— Seesterne 246.
— Trematoden 170.
— Tunicaten 231.
— Turbellarien 163.
— Zusammenfassung und Vergleichung 658, 664, 665, 666.
Glykokoll 17, 43, 109.
Glykolyse.
— Araneiden 464.
— Cephalopoden 376.
— Gastropoden (Speichel) 278.
— Holothurien 263.
Glykolytisches Ferment, s. Glykolyse.
Glykoproteide (allgemein) 19 (s. auch Mucin).
Glykosamin 439 (s. auch Chitin).
Glykose, s. Glukose, s. auch Invertzucker.
— Allgemeines 34.
Glykosidverdauung.
— Arachnoidea 34.
— Gastropoden 278.
— Lepidoptera 595.
— Sarcodinen 69.
— Zusammenfassung und Vergleichung 648.
Glyzerin, s. Glycerin.
Gmelins Reaktion 44, im übrigen siehe Gallenfarbstoffe.
Goldafterraupe, s. Euproctis.
Gonionemus (Cölenteraten) 120.
Gonodactylus (Crustaceen) 380
Gordiiden (Nematoden) 176.
Gorgoniden als Nahrung 248.
— als Wirt 269.
Grauammer, s. Emberiza.
Gregarinen 47, 98, 665.
Greifwerkzeuge, s. auch Rüssel, Mundwerkzeuge, Mundbewaffnung, Mandibeln, Unterlippe, Fangbein, Saugnäpfe, Lippen, Mund, Pharynx.
— Allgemeines 24.
— Appendicularien 231—233.
— Arachnoiden 444, 446, 450—451, 480.
— Brachiopoden 233—235.
— Cephalopoden 349, 351 bis 352.
— Cölenteraten 111, 117, 118 bis 122, 128, 135.
— Crustaceen 384—385, 387, 390, 392.
— Ctenophoren 117.
— Flagellaten, 73, 74, 75, 76, 77.
— Gastropoden 272 275, 279, 280—283, 295.
— Haarsterne 247.
— Hemiptera 494.
— Holothurien 257—258, 642.
— Infusorien 80, 81, 82, 83, 85.
— Insekten 490, 508, 523, 532—545, 561,
— Lamellibranchier 332—333, 336.
— Malacostraken 385.
— Myriapoden 482—483, 484.
— Nemertini 174.
— Oligochäten 190—193.
— Polychäten 204—206.
— Sarcodinen 47—52, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 69.
— Schlangensterne 246.
— Seeigel 247—253.
— Seesterne 236—239.
— Siphonophoren 128.
— Skorpione 444.
— Tunicaten 226—228.
— Turbellarien 152—154, 155, 156.
— Zusammenfassung und Vergleichung 641—642.
Grillen, s. Grylliden.
Grylliden (Orthoptera) 584, 619, 620, 622.
Grylloidcen (Orthoptera) 604, 607.
Gryllotalpa (Orthoptera) 547, 554, 556, 585, 586, 591, 594, 609, 610, 612, 616, 648, 662.
Gryllus (Orthoptera) 547, 554, 602, 629, 632, 648.
Guanin, Arachnoidea, im Darm 475.
— Araneiden 473.
— Polychäten (Chloragogenkörner) 216.
Gummi, Allgemeines **14,** 15.
— im Honig 510.
Gyge (Crustaceen) 411.
Gymnodien als Nahrung 382.
Gymnodinium (Flagellaten) 79.
Gymnostomidae (Infusorien) 81.

H.

Haare als Nahrung 495.
Haarameisen 525.
Haarsterne.
— Ambolateraltentakeln 247.
— Arme 247.
— Cilien 247.
— Darm 247.
— Flimmerzellen 247.
— Greifwerkzeuge 247.
— Haftwerkzeuge 247.
— Mund 247.
— Mundplatte 247.
— Nahrung 247.
— Nahrungsaufnahme 247, 642.
— Pinnulae 247.
— Strudelung 247.
— Verdauung 247.
Hämatin, Allgemeines 44.
— Cölenteraten (Verdauungsprodukt) 148.
— Gastropoden 329.
— Turbellarien (Verdauungsprodukt) 162.
Hämatoidin, Acarina, parasitische (Verdauungsprodukt) 479.
Haematococcus (Sarcodinen) 53, 60.
Haementaria (Hirudineen) 217, 224, 225.
Hämochromogen, Astacus 442.
— Gastropoden 330.
Hämocyanin, Cephalopoden 378.
Hämoglobin (s. auch Blutverdauung).
— Allgemeines 19.
— Leber der Säugetiere 44.
Hämolymphe, s. auch „Blutgefäßsystem, Eintritt der Nahrung in“
— Polychäten 215.
Hämolyse, Gift der Aranoiden 452.

Hämolyse der Skorpione 445.
Haemophilin, s. Anticoagulin.
Haemopis (Hirudineen) 217, 221, 224, 225.
Hämosporidien.
s. auch Saugnäpfe, Saugfüße, Mundwerkzeuge.
— (Sarcodinen) 47.
Haftwerkzeuge.
— Acarina, parasitische 476 bis 477.
— Arachnoidea 446.
— Cestoden 170, 171.
— Coleopteren 527.
— Crustaceen 386—390.
— Flagellaten 79.
— Haarsterne 247.
— Hirudineen 217—218.
— Lamellibranchier 331, 332.
— Nematoden 178, 179.
— Polychäten 204.
— Sarcodinen 47.
— Trematoden 165—166.
Haken, s. auch Haftwerkzeuge.
Halecium (Cölenteraten) 114.
Halia (Gastropoden) 284.
Haliotis (Gastropoden) 329.
Haliotis als Nahrung 142.
Halisarca (Schwämme) 107.
Halistemma (Cölenteraten) 124, 141.
Halobates (Hemiptera) 489.
Haloptilus, Crustaceen 433.
Halsdrüsen, s. auch Speicheldrüsen.
— Hirudineen 219—222.
Halteria (Infusorien) 38.
Harn, Allgemeines 11.
Harndarm, Polychäten 216.
Harnsäure, in der Abdominaldrüse von Arachnoidea 474, 475.
— Insekten (Fettkörper) 635.
— Leber 668.
Harnstoff, Allgemeines 29.
— Bildung 44.
— Gastropoden (Speichel) 286.
— Leber 668.
Harpalus (Coleoptera) 496.
Hausbock, s. Xylotrupes.
Hecht als Wirt 388.
Hefen, Invertin 33.
Hefezellen, Kommensalen bei Anobium 597.
— — bei Coleoptera 597.
— — bei Dipteren 577—578.
— — bei Hemipteren 597.
Heldbock 541.
Heliactis (Cölenteraten) 140, 142.
Helicin, Verdauung durch Decapoden 405.
Helicopepsin, Gastropoden 301.
Heliozoa (Sarcodinen) 46, 54, 55, **57**, 59, 61, 65, 67, 69.
Heliozoa als Nahrung 382.
Helix (Gastropoden) 267, 268, 272, **275**, 276, 277, 278, 295, **296**, 298, 299, 300, 302, 305, **307**, **310**, 314, 318, 320, 321, **322**, **324**, 325, 327, 328, 329,
Helix als Nahrung 544.
Helodrilus (Oligochäten) 197.
Hemicellulosen, siehe auch Cellulase.
— Allgemeines 14.
— Holz 22.
Hemiptera, s. auch Insekten
— Amylase 548, 628.
— Dextran im Kot 528.
— Einbohren 580—582.
— Enddarm 624.
— Fangbein 494.
— Gallen 527, 528.
— Greifwerkzeuge 494.
— Hefezellen als Kommensalen 597.
— Kot 40, 513, 528, 627.
— Lebensweise 489.
— Muein 628.
— Mundwerkzeuge 580.
— Nahrung u. Nahrungserwerb 502, 506, 527, 528.
— Nahrungsaufnahme 580—583.
— Saugen 582.
— Sekretion des verdauenden Saftes 601.
— Speicheldrüsen 580, 582—583, 648.
— Wanzenspritze 582.
— Zucht durch Ameisen 520, 521.
— Zucht durch Termiten 522.
Hemimerus (Insekten) 506.
Hepatochlorophyll, siehe Chlorophyll.
Hepatopankreas, s. Leber und Mitteldarmdrüse, Abdominaldrüse, Blinddarm.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 666.
Herbivor, s. Pflanzenfresser, Pflanzen als Nahrung.
Herometrus (Arachnoiden) 446.
Hermaea (Gastropoden) 275, 317.
Herz, Weg der Absorpta, Säugetiere 48.
Heterakis (Nematoden) 182.
Heterodera (Nematoden) 176.
Heterogonie, Nematoden 176.
Heterogyna (Hymenoptera) 507, 509.
Heteromastigoda (Flagellaten) 75, 79.
Heteromastos (Polychäten) 215.
Heuschrecken, s. Ermobia, Acridier.
Hexakorallen (Cölenteraten) 137.
Hexamitus (Flagellaten) 78.
Hexapoden, s. Insekten.
Hexonbasen.
— Allgemeines 29.
— Cephalopoden (Verdauungsprodukt) 367.
— — (absorbiert) 376.
Hexosen, Allgemeines 11, s. im übrigen die verschiedenen Zuckerarten.
Hexotriosen.
— Allgemeines 34.
— Arthropoden (allgemeines) 34.
— Crustaceen 405.
— Gastropoden 299.
— Insekten 595.
Himantarium (Myriapoden) 485, 488.
Hinterkiemer, s. Opisthobranchiata.
Hippa, Seesterne 237.
Hippoeampus als Nahrung 295.
Hippopodius (Cölenteraten) 124, 125.
Hippolyte (Crustaceen) 397.
Hirschkäfer, s. Lucanus.
Hirudineen.
— Absorption 224, 225.
— After 224, 225.
— Albumosen (Speichel) 220.
— Anticoagulin 220—224, 649.
— Blinddärme 222—224, 225.
— Blutverdauung 223.
— Bohrwerkzeuge 218.
— Darm 222—225.
— Deuteroalbumosen (Hirudin) 220.
— Drüsen 219—222, 224.
— Enddarm 224.
— Exkretion 44, 667.
— Farbstoffe 220.
— Farbstoffütterung 224.
— Fermente 224.
— Fermentzellen 225.
— Gallenfarbstoffe 44, 667.
— Haftwerkzeuge 217—218.
— Halsdrüsen 219—222.
— Hirudin 220—224.
— Kiefer 217.
— Konservierung d. Nahrung 223—224.
— Kot 225.
— Lebensweise 216, 217, 226.

Hirudineen, Lippen 217.
— Lippendrüsen 220.
— Magen 222—224.
— Mitteldarm 222—225.
— Mitteldarmdrüse 222—223.
— Mund 217, 218.
— Nahrung 216—217, 221, 226.
— Nahrungsaufnahme 217.
— Nahrungsfang 217.
— Parasiten 216, 217, 225.
— Peptolyse 224.
— Peptone (im Speichel) 220.
— Phagocytose 224.
— Pharynx 218.
— Protease 224.
— Räuber 217, 225.
— Rectum 224.
— Reserven 225.
— Rüssel 218.
— Saugwerkzeuge 217, 218, 219—222.
— Schleimzellen 224.
— Sekret der Halsdrüsen 220.
— Sekretion des verdauenden Saftes 225.
— Sekretion der Hirudins 222.
— Speicheldrüsen 219—222.
— Tyrosin-Bildung 225.
— Verdauung 222.
— Vorderdarm 219.
— Vorderdarmdrüsen 219—222.
— Zähne 218, 220,
Hirudin, s. Antiocoagulin.
Hirudo (Hirudineen) 44, **217**, **225**, 647, 649, 653, 659, 667.
Histidin, Cephalopoden (Verdauungsprodukt) 367.
Histologie der Sekretion, s. Sekretion des verdauenden Saftes, des Speichels etc.
Hohltiere, s. Cölenterata.
Holothuria 261.
Holothurien **257**.
— Absorpta 245, **265—266**, 663.
— Absorption 38, 263—265.
— After 275, 260, 265.
— Afterzähne 265.
— Amylase 261.
— Bewegung 257.
— Blutgefäße (Fermentbildung) 262.
— — Aufnahme d. Absorpta 263, 265, 266.
— Cilien 263.
— Cuvierscher Organ 260.
— Darm 257—266.
— Drüsen 260, 261, 262.
— Dünndarm, s. Mitteldarm.
— Eiweiß als Reserve 266.
— Enddarm 260, 265.
Holothurien, Fermentzellen 261.
— Fett absorbiert 265.
— Glukose 264,
— Glykolyse 263.
— Greifwerkzeuge 257—258, 642.
— Haut 257.
— Hungererscheinungen 263.
— Invertase 261.
— Kalkeinlagerungen 257.
— Kloake 260, 265.
— Kot 265.
— Kothülle 265.
— Lebensweise 257.
— Lipase 261.
— Magendarm 260, 261, 262, 266.
— Mitteldarm 260–265.
— Mund 257, 260.
— Mundbewaffnung 257 258.
— Muskelmagen 260.
— Nahrung 257—258.
— Nahrungsaufnahme 257—258, 642.
— Nahrungserwerb 257–258.
— Nahrungswahlvermögen 257.
— Ösophagus 260.
— Peristaltik 260.
— Protease 260.
— Reaktion des verdauenden Saftes 260.
— Reserven 265, 266.
— Saugfüße 257.
— Schleimzellen 261.
— Schutzwaffen 260.
— Sekretion des verdauenden Saftes 258, 261.
— Sphinkter ani 265.
— Tentakeln 257—258.
— Verdauung 260—261, 660.
— Wanderzellen, Sekretion 261–263, 265, 266.
— Wassergefäßsystem 257.
— Wimperzellen 263.
— Wundernetze 263.
— Zucker absorbiert 265.
Holothurien als Nahrung 288.
Holz, Chemie des 22, 505.
Holz als Nahrung s. Holzfresser.
Holzbohrer, s. Holzfresser.
Holzfresser.
— Allgemeines 21.
— Crustaceen 385, 386, 644.
— Insekten 489, 497, 503—505, 516, 517, 540, 541, 549, 595, 597, 628, 630, 631.
— Lamellibranchier 331, 337.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 644.
Holzläuse (Insekten, Orthopteren) 540.
Holzverdauung, s. auch Xylanase.
— Allgemeines 22.
— Cölenteraten 595, 628.
— Insekten 516, 549, 595, 597, 628.
— Pilze (Allgemeines) 22, 628.
Holzwespen, s. Uroceridae.
Homalomyia (Diptera) 530.
Homarus (Crustaceen, Decapoden) 384, 385, 393, 403, 404, 412, 438, 439, 441, 442, 443, 644.
Homarus als Nahrung 350, 502.
Homophagie.
— Gastropoden 270–272.
— Hymenopteren 508, 513.
— Infusorien 81.
— Insekten 497—500, 508, 513, 518.
Honig, 510, 513, 514, 515, 562—563, 569, 570.
— Ameisensäure darin 563.
— Chemie des 510—511.
— Fruktose darin 11.
— im Honigmagen 569.
— Scheidung vom Pollen 570.
— Vespidae 509.
Honigameisen 520, 653.
Honigbiene, s. Apis.
Honigmagen, s. auch Kropf.
— Biene 510, 533, 563, 566 bis 570, 653.
Honigtau, siehe auch Kotfresser.
— Nahrung für Bienen 513.
Honigzellen, Bienen 511.
Horn, Chemie des 505.
Horn als Nahrung, siehe Hornfresser.
Hornfresser.
— Allgemeines 20—21.
— Insekten 489, 495, 505—506, 516, 585, 591–592, 628, 635.
Hornverdauung, s. Hornfresser.
Huminstoffe als gelöste Nahrung 381.
Hummel (Hymenoptera) 584, 623.
Hummer, s. Homarus.
Humussäure, Oligoehäten in der Nahrung 197.
Hund, Laetase 34, 35.
Hungererscheinungen.
Aearina, freilebende 482.
— — parasitische 476, 480.
— Araehnoidea 475.
— Brachiopoden 235.
— Cölenteraten 148.
— Coleoptera 630.
— Crustaceen 437.
— Gastropoden 323, 327–328.

Hungererscheinungen, Holothurien 263.
— Hymenoptera 630.
— Infusorien 85, 99.
— Insekten 608, 629—631.
— Lamellibranchier 341.
— Myriapoden 488.
— Neuroptera 631.
— Oligochäten 203.
— Orthoptera 630.
— Sarcodinen 72, **73**.
— Seesterne 245—246.
— Skorpionina 475.
— Turbellarien 161, 164.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 660, 665.
Hungerkot (Säugetiere) 40.
Hyanthus (Cölenteraten) 140, 142.
Hydra (Cölenteraten Hydrozoen) **112**, 114, **124**, **125**, 138, 148, 381, 660.
Hydra als Nahrung 153.
Hydrachniden (Acarina) 443, 476.
Hydrachniden als Nahrung 450.
Hydranten, Cölenteraten 127—128, 129.
Hydrobius (Coleoptera) 606.
Hydrocaulus (Cölenteraten) 127, 148.
Hydroiden (Cölenteraten) **112**, 114.
Hydroiden als Nahrung 384.
— als Wirte 269.
Hydroidpolypen 111, 118, 125.
Hydrolyse (fermentative s. die Fermente).
— Allgemeines 12.
— Cellulose 14.
— Eiweißkörper 17.
— Fette 16.
— Gummi 15.
— Rohrzucker 27.
— Stärke 15.
— Xylan 15.
— Zuckernachweis 98.
Hydromedusen (Cölenteraten) **113**, 125.
Hydrometra (Hemiptera) 489.
Hydrodromici (Hemiptera) 489.
Hydrophiliden (Coleoptera) 489, 496, 545, 586, 587, 596, 608, 621, 626.
Hydrophilus (Coleoptera) 552, 555, 556, 588, 606, 615, 622.
Hydrorhiza (Cölenteraten) 127, 148.
Hydrozoen (Cölenteraten) **125**.
Hydrozoen als Nahrung 150, 204.
Hylobius (Coleoptera) 504.
Hymenopteren, s. vor allem Insekten, dann: Apidae, Formicidae, Vespidae etc.
— Absorption 613, 618.
— Ameisensäure 511, 563.
— Amylase 563, 594.
— Bienenbrot 511.
— Brutpflege 509, 514.
— Bürstendrüse 512.
— Carminfütterung 515.
— Dextrinbildung 594.
— Drohnen 513.
— Einbohren 503, 529.
— Einfluß der Nahrung 515, 519.
— Eisenfütterung 515, 618, 623, 635.
— Enddarm 595, 618, 619, 621, 623, 624.
— Farbstoffütterung 515, 519.
— Fett als Nahrung 515, 516.
— Gallen 528.
— Gift 361.
— Glukose als Nahrung 515.
— Honig 510, 513, 514, 515, 562—563, 569, 570.
— Homophagie 508, 513.
— Honigmagen, s. Kropf.
— Hunger 630.
— Infrabukkaltasche (Ameisen) 522.
— Invertase 510—511, 512, 563, 594.
— Kaumagen 566—571.
— Königin der Bienen **513**.
— Körnerfresser 520.
— Kolon 619.
— Kot 586, 621, 625.
— Kropf 510, 511, 518, 519, 533, 566, 571, 653.
— Larven 514, 515.
— Lipase 596.
— Magen, s. Mitteldarm.
— Magenmund 568—571.
— Mitteldarm 514, 515, 518, 568—569, 584, 595, 616, 617.
— Mundwerkzeuge 539, 541, 557—561.
— Nahrung und Nahrungserwerb 501, 503, **507—516**, **518—525**, 528, 529.
— Nahrungsaufnahme 539, 541, 557—561.
— Nahrungswahlvermögen 561.
— Öl (Sekret der Speicheldrüsen) 563.
— Ösophagus 566.
— Parasiten 529.
— Pepton (Verdauungsprodukt aus Pollen durch Speichel) 512, 563, 649.
Hymenopteren, Peristaltik 566.
— peritrophische Membran 514, 610, 612.
— Pharynx 566.
— Pilzzüchtung 522—526.
— Pollen 511, 512, 563, 564, 569, 570, 649.
— Protease 564.
— — im Speichel 512, **563**, 649.
— Reservestoffe 632, 633, 634, 636.
— Schmierdrüse 512, 563.
— Sekretion des verdauenden Saftes 601, 604.
— sozialer Magen, s. Kropf.
— Speicheldrüsen 512, 514, 515, 560, **561—566**, 610, 648, 649.
— Stoffansatz 637.
— Uratzellen (Fettkörper) 635.
— Vorderdarm 563, 595.
— Vormagen s. Kropf.
— Vorratsnahrung 519, 520, 656.
— Wachs 17, 512, 564.
— Winterschlaf 520.
— Zucht von Läusen 520 bis 521.
— Zwischendarm, s. Kaumagen.
Hypnotoxin, Cölenteraten 117.
Hypobranchialdrüsen, Gastropoden 295.
Hypoderma (Diptera) 531.
Hypopharynx, s. Mund und Mundwerkzeuge.
Hyponomeuta (Diptera) 593 595
Hypostom, Acarina, parasitische 477.
Hypoxanthin, Gastropoden (Leber) 325, 329.

I.

I (s. auch J).
Ichneumoniden (Hymenoptera) 529.
Ichthyotomus (Polychäten) 204, 207, 646, 649.
Idalia (Gastropoden) 269.
Idothea (Crustaceen, Amphipoden) 383, 395, 411, 417, 418.
Ileum, s. auch Dünndarm.
— Insekten 619—624.
Imago, s. die betreffenden Arten und Gattungen.
Immen, s. Hymenoptera.

Immunisierung gegen Gifte, Arachnoidea 445, 452.
Indigokarminfütterung, s. auch Carminfütterung, Farbstoffütterung.
— Nematoden 187.
Indolaminopropionsäure 18.
Infrabukkaltasche, Ameisen 522.
Infusorien.
— Absorpta 97.
— Absorption 97.
— Aggregation 92, **93**.
— Amylase 95.
— Anoxybiose (Paramylumverbrauch) 99.
— Blutverdauung 94, 97.
— Cellulase 95, 96.
— Chemotaxis 85.
— Chlorophyllverdauung 94.
— Cilien 80, 81, 87, 89.
— Cyklose 92, 93, 97.
— Cytopharynx 83, 84, 87, 91.
— Cytostoma 80, 87.
— Farbstoffütterung 87, 90, 93, 94, 96.
— Fermente 95, 97.
— Fett als Nahrung 81.
— — als Reserve 80, 98, 665.
— Fettbildung 99.
— Gift 90, 94.
— Glykogen als Reserve 98.
— Greifwerkzeuge 80, 81, 82. 83, 85.
— Homophagie 81.
— Hungererscheinungen 85, 99.
— Klebsekret 90.
— Kohlehydrateverdauung 95.
— Kot 97.
— Kothülle 98.
— Lactase 96.
— Lebensweise 80.
— Lipase 96.
— Nahrung (Schlinger) 81.
— — (Strudler) 84, 85.
— — (Suctorien) 90.
— Nahrungsaufnahme
— — (Schlinger) 81.
— — (Strudler) 84.
— — (Suctorien) 90, 643, 646.
— — Zusammenfassung und Vergleichung 643.
— Nahrungsbewegung 87, 92.
— Nahrungserwerb.
— — (Schlinger) 81.
— — (Strudler) 85.
— — (Suctorien) 90.
— Nahrungsvakuole, Bildung 91.
— Nahrungswahlvermögen
— — (Schlinger) 84, 95.
— — (Strudler) 85, 95.
Infusorien.
— Optimum der Reaktion (Verdauung) 95.
— Paraglykogen 98.
— Paramylum 99.
— Parasiten 80, 81.
— Peristomtasche 90.
— Protease 94, 95.
— Räuber 80, 81, 84.
— Reserven 98.
— Reusen 82.
— Saugwerkzeuge 80, 90, 91.
— Sekretion der verdauenden Säfte 96.
— Spezialismus bei Nahrung 81.
— Stilett 83, 84.
— Strudelung 80, 87.
— Symbiose mit Algen 46, 80.
— Trichiten 83.
— Trypsin 95.
— Übernährung 98.
— Vakuolen 89, **91—97**, 98, 99.
— Verdauung 93, 94—96.
— Vestibulum 85, 87, 89.
— Vitalfärbung 94, 96, 97.
— Wasseraufnahme 92.
— Wimpern, s. Cilien.
— Wurfgeschosse 83.
— Zellafter 80, 97, 98.
— Zellmund 80, 87.
— Zellschlund 83, 84, 87, 91.
— Zoochlorellen 46, 80.
— Zoochlorellen-Infektion 46.
Infusorien als Nahrung 70, 80, 90, 330, 382.
Ingestionssipho.
— Ascidien 226.
— Lamellibranchier 332, 333, 334, 336, 346, 347.
Ingluvies, siehe Kropf der Insekten.
Inquilinae (Hymenoptera) 529.
Inulin, Allgemeines 13.
— Cephalopoden, Verdauung 362.
Inulinase.
— Allgemeines 27, 33.
— Arthropoden (allgemein) 33.
— Crustaceen 405.
— Decapoden 405.
— Diptera 595.
— Insekten 595.
— Lepidoptera 595.
— Oligochäten 199.
Inulinverdauung, s. Inulinase.
Insekten, s. auch Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Hemiptera, Neuroptera, Orthoptera, Thysanura.
— Aasfresser 489, 494—495, 530, 551, 553.
Insekten, Absorpta 602, 631—632, 636—639.
— Absorption 430, 487, 552, 556, 599, 600, 603, 613—618, 621, 622—623, 659.
— Absorptionsstadium des Darmepithels, siehe Absorption.
— After 425, 426, 624.
— Albumosen (Verdauungsprodukt) 591.
— Ameisengäste 521.
— Aminosäuren (Verdauungsprodukt) 591.
— Amylase 545, 548, 549, 552, 563, 592—595, 597, 598, 648.
— Analdrüsen 624.
— Anticoagulin 577—578, 649.
— Außenverdauung 542—544, 550, 578, 625, 645—646.
— Becherzellen 607.
— Bienenbrot 510, 511—512, 563.
— Bilirubin 640.
— Blattläuse, s. Zucht.
— Blinddarm 584—585, 600, 604, 605, 606, 608, 609, 616, 618, 625, 661, 666.
— Blutgefäße, Eintritt der Absorption in die 631—632.
— Blutgerinnungshemmung 578.
— Blutverdauung 598.
— Bohrwerkzeuge 529, 530.
— Brutpflege 507—526.
— Bürste 512.
— Carminfütterung 515.
— Cellulase 596, 598, 599.
— Chitinintima (Enddarm) 618, 619, 620, 621, 622, 623.
— — (Vorderdarm) 544, 550, 551, 552, 553, 556, 568, 577, 579, 583, 610, 660, 661.
— Chlorophyllverdauung 552. 599, 626, 640.
— Chitinpanzer 489.
— Chylusmagen 518.
— Cholesterin 639.
— Chymosin 592.
— Darm 586—587, siehe im übrigen die einzelnen Darmteile.
— Darmvergrößerung 425.
— Dickdarmcöka 623—624.
— Drüsen (s. vor allem Speicheldrüsen) 512, 624.
— Dursterscheinungen 513, 630—631.
— Einbohren 500, 503, 504, 506, 529, 540, 549, 574—576.
— Einfluß des Futterwechsels 498—500.

Insekten, Einfluß der Nahrung auf die Kastenbildung d. Sozialen 498, 515, 517, 518, 519.
— — — — auf die Darmlänge 586—587.
— Eiweiß im Mitteldarm 602.
— — im Mitteldarmsaft 587 bis 588.
— Eiweißreserven 602, 632 bis 633, 635.
— Enddarm 40, 514, 517, 552, 586—587, 595, 618—624, 625, 632, 639, 640.
— Enddarmcöka 620, 623—624.
— Entoparasiten 529.
— Epipharynx, s. Mundwerkzeuge.
— Erepsin 592.
— Ersatzzellen 601, 606—607.
— Erythrodextrin-Bildung 593.
— Exkretion (siehe auch Malpighische Gefäße) 625, 639.
— Fallen 494.
— Fangbeine 493.
— Farbstoffütterung 515, 519, 552, 589, 615, 616, 617, 618, 622, 636.
— Farbstoffinjektion in die Leibeshöhle 605, 623.
— Fettabsorption 552, 614 bis 615, 616, 618.
— Fettbildung 638.
— Fettkörper 328, 634—636, 664.
— Fettreserven 632, 636.
— Filter 544, 572.
— Fleischfresser 489, 490—494, 496, 500, 507, 508, 509, 510, 516, 518, 535.
— Freßperioden 629—631.
— Fruktosebildung 595.
— Galle 639—640.
— Gallen 527—529.
— Gallenfarbstoffe 639—640.
— Gallensäure 639—640.
— Gift 492, 507, 508, 509, 511, 543, 544, 563.
— Globulin 591.
— Globulinbildung 587.
— Glukose 515, 548, 593.
— Glykogenase 33.
— Glykogen-Reserven 636.
— Glykosidspalten 595.
— Greifwerkzeuge 490, 508, 523, 532—545, 561.
— Harnsäure (Fettkörper) 635.
— Hefezellen als Kommensalen 577—578, 597.
— Holzfresser 489, 497, 503—505, 516, 517, 540, 541, 549, 595, 597, 628, 630, 631.
Insekten, Holzverdauung, s. auch Xylanase.
— — (durch Mikroorganismen) 516, 549, 595, 597, 628.
— Homophagie 497—500, 508, 513, 518.
— Honig 509, 510—511, 527, 562, 570.
— Honigmagen, s. Magen, sozialer.
— Hornfresser 489, 495, 505—506, 516, 585, 591—592, 628, 635.
— Humusfresser 502.
— Hungererscheinungen 608, 629—631.
— Hypopharynx, s. Mundwerkzeuge.
— Ileum 619—624.
— Inulinase 595.
— Invertase 463, 509, 510—511, 552, 563, 593—595, 597.
— Kalkreserven 635, 637.
— Kaumagen 365, 533, 550, 551, **553—556**, 566, 568.
— Keratinverdauung, siehe Hornfresser.
— Kochsalzaufnahme 513.
— Kohlehydratbildung 638—639.
— Kohlensäureassimilation 531.
— Kolon 619—624.
— Konservierung der Nahrung 507—512, 519—520.
— Kot 40, 499, 513, 516—517, 543, 623—628.
— Kotfresser 502—503, 513, 516—517, 522, 551, 553, 584, 587, 625.
— Kropf 25, 510, 518—519, 520, 533, 547, 550—553, 566, 568, 571, 629, 651—653.
— Krypten 584, 601, 606, 607, 608.
— Lab 592.
— Labium, s. Mundwerkzeuge.
— Labrum, s. Mundwerkzeuge.
— Lactase 33, 595.
— Lebensweise (nicht Ernährung!) 488—489.
— Leucin (Verdauungsprodukt) 591.
— Lipase 542, 548, 596—597.
— Magen, sozialer, s. auch Kaumagen 518, 533, 550.
— Malphigische Gefäße 566, 568—572, 618, 624, 625, 639.
— Maltase 33, 593.
— Mandibeln, s. Mundwerkzeuge.
Insekten, Maxillen, s. Mundwerkzeuge.
— Membran, peritrophische 514, 579, 609—612, 662—663.
— Mitteldarm, (s. auch Zapfen, Blinddarm) 514—515, 518, 533, 552, 579—580, 583—587, 600—618, 622, 623, 631, 632—633, 640, 659—660.
— Mitteldarmdrüse 584—586, 605—606, 608—609, 610, 614, 616, 617, 618, 639.
— Mitteldarmsaft 587—609.
— Mucin 547, 628.
— Mund, s. auch Mundwerkzeuge 533, 546, 549, 550, 563.
— Mundwerkzeuge 490—493, 494, 508, 514, 517, 519, 523, 532—545, 549—550, 557—561, 571—576, 580—582.
— Nahrung 489—532.
— Nahrungsaufnahme **533—550**, 557—561, 583.
— Nahrungsentziehung 629—631.
— Nahrungserwerb 489—532.
— Nahrungslose Formen 531.
— Nahrungswahlvermögen 498—500, 557.
— Nebenzungen, s. Mundwerkzeuge.
— Nektar als Nahrung 501—502, 509—511.
— Önocyten (Fettkörper) 635.
— Ösophagus 510—511, 518 bis 519, 522, 526, 533, 542, 543—544, 550—556, 566—571, 572, 576—577, 579, 580, 612.
— Ösophagusdrüsen 545, 547.
— Omnivoren 495—496, 504, 516, 518, 535, 540.
— Parasiten 489, 497, **527—532**, 533, 585.
— Pepsin 590.
— Peptone (Verdauungsprodukt) 591.
— Peristaltik 550, 555, 566, 577, 619, 622.
— peritrophische Membran, s. Membran peritrophische.
— Pflanzenfresser 489, 496—502, 503—505, 507, 509—512, 516, 517, 518, 520, 524—525, 526, 537—539, 540, 551.
— Pharynx 533, 544, 550, 560, 566, 572, 576, 588.
— Pharynxklappe 577, 580.
— Phosphorsäure 510, 590, 637.
— Pilzgärten 522—526.

Insekten, Pollen 510—512, 569—570, 563, 564, 649.
— Protease 542—544, 545, 548, 552, 564, 578, 590—592, 597—598.
— Proventriculus, siehe Kaumagen.
— Raffinase 595.
— Reaktion 515, 547, 549, 550, 551, 552, 588—597, 621.
— Rectum 624, 626.
— Rectaldrüsen 624.
— Regeneration von Darmepithel 602, 607.
— Reserven, s. Ersatzzellen 552, 632—636.
— Reuse 544, 568.
— Rüssel, s. Mundwerkzeuge.
— Ruhestadium (Darmepithel), s. Absorption.
— Saugapparate 502, 533, 543—544, 558—561, 562, 571—577, 580—582.
— Schleimzellen, siehe auch Sekretion des verdauenden Saftes 600, 607—608, 621.
— Schluckakt 549—550.
— Sekretion des verdauenden Saftes 487, 587, 599—609, 622, 623, 659.
— — der peritrophisehen Membran 610—612.
— Sekretionsstadium, s. auch Sekretion des verdauenden Saftes 602—606, 617, 618, 623, 659.
— Sinnesorgane 576.
— Sozialer Magen, s. Magen.
— Speicheldrüsen 510, 512, 514, 515, 517, 519, 529, 530, 533, 542—549, 560, **561—566**, 573, 574—575, 577—578, 580, 582—583, 594—595, 610, 648, 649, 650.
— Spezialismus, s. Homophagie.
— Spinndrüsen 548.
— Stilett 574.
— Stoffansatz 636, 637, 638.
— Stoffaufbau 638.
— Symphilen 521—522, 527, 597.
— Synökie 526.
— Trichter, s. Kaumagen.
— Trypsin 543, 590.
— Tryptophan (Verdauungsprodukt) 591.
— Tyrosin (Verdauungsprodukt) 591.
— Tyrosinase 592.
— Unterlippe, s. Mundwerkzeuge.
— Unterkiefer, s. Mundwerkzeuge.
Insekten, Urate 635.
— Urobilin 640.
— Verdauung, s. die Fermente, dazu 550—556, 587—599, 660.
— Verdauungsdauer 629.
— Vormagen, s. Kropf.
— Vorderdarm 510—511, 518 bis 519, 522, 526, 533, 542, 543, 547, 550—556, 566—571, 572, 576—577, 579, 580, 612.
— Vorratsnahrung 507—512, 519—520.
— Vorverdauung 544.
— Wachsfresser 489, 507.
— Waehsverdauung 596—597, 628.
— Wanzenspritze 582.
— Wasser als Nahrung 507, 512, 517, 576, 630—631.
— Wasserbedarf 20, 22, 504, 630.
— Xylanase 549, 595.
— Zähne 539, 553—556, 580.
— Zapfen 556, 569, 579.
— Zellen (Waben) 510.
— Zellkern als Sekretquelle 602.
— Zucht von Läusen 520—522.
— Zuckerbildung 638.
— Zunge, s. Mundwerkzeuge.
— Zwischendarm, siehe Kaumagen.
Insekten als Nahrung 444, 446, 480, 482.
Insektenlarven, als Nahrung 150, 384, 450.
Innulin (allgemein) 13.
Inulinase, Arthropoden 34.
— Crustaceen 405.
— Insekten 595.
Invagination, Nahrungsaufnahme durch, bei Sareodinen 51, 52.
Invertase, Allgemeines 27, 33.
— Araehnoidea 464.
— Araneiden 464.
— Cephalopoden 368.
— Cölenteraten 145.
— Coleoptera 594, 597.
— Crustaeeen 405.
— Diptera 594.
— Gastropoden (Verdauungssaft) 298—299.
— — (Speichel) 278.
— Holothurien 261.
— Hymenoptera 510—511, 512, 563, 594.
— Insekten 463, 509, 510—511, 552, 563, 593—595, 597.
— Lamellibranchier 341, 342, 656.
Invertase, Lepidoptera 593, 594.
— Oligochäten 199.
— Orthoptera 552.
— Schwämme 110, 654.
— Seeigel 254—255.
— Seesterne 243.
— Skorpionina 465.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 648, 654, 656.
Invertin, s. Invertase.
Inversion, s. Invertase.
Invertzucker, s. Invertase im Bienenbrot 512.
— im Honig 510.
Isolationsgewebe, Nematoden 188.
Isopoden, s. besonders Crustaceen, Malaeostraken.
— Aasfresser 383.
— Absorpta 432, 435.
— Absorption 431—432.
— Albumosen (absorbiert) 432.
— Amylase 405.
— — (Speicheldrüse) 395.
— Cholesterin 438.
— Darm (Vergleichung) 411, 431, 661.
— Drüsenfilter 417.
— Eiweißwanderung ins Blut 435.
— Farbstoffütterung 432.
— Fett in Sekretionszellen 411.
— Fettabsorption 432.
— Fettwanderung ins Blut 435.
— Fettzellen 432.
— Glukose 405, 432.
— Glykogen 439.
— Lebensweise 380.
— Leucocyten 435.
— Lipase 405.
— Mitteldarm, s. Darm.
— Mitteldarmdrüse 426, 432, 436.
— Nahrung 383.
— Nahrungsaufnahme 386, 644.
— Nahrungserwerb 386.
— Parasiten 387.
— Sekretion des verdauenden Saftes 411.
— Speicheldrüse 394, 395, 648.
— Syneytium, Darmepithel 431.
— Verdauung (Magen) 404.
Isopoden als Nahrung 204, 450.
Ione (Crustaceen, Malacostraken) 411.
Ixodes (Acarina, parasitische) 221, **476**, 531, 647, 649, 656.
Ixodin, s. Anticoagulin.

J.

J (s. auch I).
Jabot, s. Kropf der Insekten.
Janthina (Gastropoden) 267, 284.
Jecorin (Mitteldarmdrüse), Gastropoden 325.
Julus (Myriapoden) 484, 485, 487, 488.

K.

Käfer, s. Coleoptera.
Käferlarven als Nahrung 112.
Käse als Nahrung 268.
Kali, Gastropoden (Speichel) 287.
Kaliummyronat, Verdauung durch Decapoden 405.
Kalk, Allgemeines 42.
— Arachnoiden 474.
— Cestoden 174.
— Crustaceen 399, 440—442, 665.
— Decapoden, in der Cardia, 399.
— Gastropoden (Mitteldarmdrüse) 325—327, 328.
— Holothurien 257.
— Insekten 635, 637.
— Oligochäten 195.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 664, 665.
Kalkdrüsen, Oligochäten 195.
Kalkschwämme, s. Schwämme.
Kalkzellen, s. auch Kalk.
— Cephalopoden 370, 377, 378.
— Cestoden 174.
— Gastropoden 306, 321, 322, 324, 325—326.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 664.
Kaninchen, Absorption 38.
Karausche als Wirt 388.
Karakurte, s. Latrodectes.
Karmin, s. Carmin.
Karpfe als Wirt 388.
Karpfenembryonen als Nahrung 113.
Karpfenlaus, s. Argulus.
Kaseingewinnung, s. Chymosin.
Katalase, Arachnoidea 465.
— Araneiden 465.
— Gastropoden (Speichel) 278.
— Oligochäten 199.
Katalysatoren, Wirkung, Allgemeines 26.
Kauapparat, s. Kauwerkzeug.
Kauen, siehe Nahrungsaufnahme, Kaumagen, Kauwerkzeuge, Mundbewaffnung.
Kauladen, s. Mundwerkzeuge, Mundbewaffnung.
Kaulquappen als Nahrung 384, 491.
Kaumagen, s. auch Kauwerkzeug, s. auch Magen.
— Cephalopoden 365.
— Chilopoden 486.
— Coleoptera 553, 555.
— Copepoden 396.
— Crustaceen 365, 396, 397 bis 402, 555.
— Decapoden 397—402, 486.
— Entomostraken 396.
— Gastropoden 266, 295, 314, 396, 555.
— Hymenoptera 566, 568—571.
— Insekten 365, 533, 550, 551, 553—556, 566, 568.
— Malacostraken 365, 396, 397—405, 412, 427, 428, 440, 486.
— Myriapoden 486.
— Nematoden 184.
— Neuropteren 553, 555.
— Oligochäten 197.
— Orthoptera 553.
— Ostracoden 396.
— Polychäten 206, 208.
— Vögel 365.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 650—653.
Kausalität des Geschehens, Allgemeine Einleitung 2.
Kauwerkzeuge, s. auch Kaumagen, Radula, Kiefer, Mundwerkzeuge, Mundbewaffnung, Zähne.
— Seeigel 248, 250.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 644, 651—653.
Keratin, siehe Horn, Hornfresser.
Keratinverdauung, siehe Hornfresser.
Kerne der Zellen, Eiweißgehalt 19.
Keulenzellen, s. Absorption, Sekretzellen.
Kiefer, s. auch Kauwerkzeuge.
— Cephalopoden 352.
— Gastropoden 272, 274, 275, 279, 283.
— Hirudineen 217.
— Polychäten 205, 206.
Kieferfühler, s. Cheliceren.
Kieferfuß, Decapoden 394.
Kiefertaster, s. Taster, Mundwerkzeuge, Pedipalpen.
Kieferrindenwanze, s. Aradus.
Kieferspinne, siehe Gastropacha.
Kieferzange, s. Mundwerkzeuge.
Kiemen, Lamellibranchier 332.
Kiemendarm.
— Amphioxus 231, 334, 643.
— Appendicularien 232.
— Ascidien 226, 227—230.
— Tunicaten 226, 227, 334, 643.
Kieselsäure, Bombyx 637.
Kieselschwämme (Schwämme) 110.
Kinase, s. auch Enterokinase.
— Allgemeines 30.
Klappenventile, s. Zapfen des Vorderdarms.
— Nematoden 184.
Klebkörner, s. Klebsekret.
Klebschleim, s. Klebsekret, Schleimsekretion.
Klebsekret.
— Arachnoidea 448.
— Cölenteraten 117, 118, 120, 121, 122, 140, 143.
— Flagellaten 75.
— Gastropoden 295.
— Infusorien 90.
— Lamellibranchier 331, 332.
— Sarcodinen 48, 49, 55, 57, 58.
— Turbellarien 152, (Darmphagozyten) 162.
— Zusammenfassung und Vergleichung 642.
Kloake, s. meist Enddarm.
— Araneiden 471.
— Holothurien 260, 265.
Knoelwal als Wirt 387.
Kochsalz, Bienen (Nahrung) 513.
— Crustaceen (Mitteldarmdrüse) 442.
— Insekten 513.
— im Darmsaft, Allgemeines 34.
König d. Termiten 517.
Königin, s. Apidae, Formicidae, Termitidae.
Körbchen, Biene 512.
Körbchenzellen, Cestoden 173.
Körnchenströmung, Sarcodinen 55.
Körnerdrüsenzellen, Seesterne 242.
Körnerzellen, s. auch Absorption.
— s. Sekretzellen.

Körnerzellen, Cephalopoden 371.
— Lamellibranchiaten 343.
— Seeigel 255.
Kohlehydrate, s. vor allem unter den einzelnen, S. 11 bis 15 zusammengestellten Gruppen.
— Allgemeines 11—15.
— Bildung 10.
— Cephalopoden im Außenblute 376.
— — (als Reserven) 377.
— als Nahrung (allgemein) 11—15.
— Verarbeitung in der Darmzelle (Säugetiere) 41.
— — in der Leber (Säugetiere) 44.
Kohlehydrataufbau, siehe Glykogenbildung.
— Allgemeines 10.
— Dipteren 638—639.
Kohlehydrat-Reserve, s. Amylumreserve, Glykogenreserve, Zuckerreserve, Achrooglykogen, Paraglykogen, Paramylum.
— Allgemeines 42.
— Cephalopoden 377.
— Sareodinen 72.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 665.
Kohlehydratverdauung, s. besonders: Amylase, Cellulase, Cytase, Glykogenase, Glykosidspaltung, Inulinase, Invertase, Maltase, Laktase, Raffinase.
— Cölenteraten 126, 144.
— Gastropoden 327.
— Infusorien 95.
— Oligoehäten 199.
— Sareodinen 66.
— Schwämme 109.
— Siphonophoren 144.
— Zusammenfassung und Vergleichung 654.
Kohlensäure.
— Gastropoden (Säuresekretion, Speichel) 293.
— Diptera 577.
Kohlensäureassimilation.
— Allgemeines 23.
— Flagellaten 73.
— Lepidoptera 123, 531.
Kohlrabi.
— Ameisengärten 524.
— Termitengärten („Sphären") 526.
Kohlweißling, s. Pieris.
Kollagen, zur Untersuchung von Fermenten 20.
Kolloidale Lösungen, Allgemeines 12.
Kolon, Hymenoptera 619.
Kolon, Insekten 619—624.
— Orthoptera 619, 620, 621, 623.
Kommensalismus, s. Symbiose, Raumparasiten, Parasiten.
— Turbellarien mit Limulus 151.
Kongorot, siehe Farbstofffütterung und Farbstoffinjektion.
Konservierung der Nahrung.
— Hirudineen 223—224.
— Hymenopteren 507—512, 519—520.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 653.
Kopfcökum, s. Leberkörnchen.
Kopfdrüse, s. auch Drüse.
— Nematoden 182—183.
— Trematoden 168.
— Turbellarien 153.
Korallen (Cölenteraten) 112.
Korallen als Nahrung 257.
Kot.
— Aearina, parasitische 480.
— Allgemeines 39—41.
— Arachnoidea 470 ff.
— Araneiden 472.
— Cephalopoden 350, 376.
— Cölenteraten 39, 146—147.
— Coleoptera 40, 626.
— Crustaceen 423, 433, 434.
— Diptera 543.
— Flagellaten 79.
— Gastropoden 313—314, 320—321.
— Hemiptera 40, 513, 528, 627.
— Hirudineen 225.
— Holothurien 265.
— Hymenoptera 586, 621, 625.
— Infusorien 97.
— Insekten 40, 499, 513, 516—517, 543, 623—628.
— Lamellibranchier 346—347.
— Lepidoptera 625, 626.
— Myriapoden 488.
— Nematoden 187.
— Neuroptera 625.
— Oligoehäten 201.
— Orthoptera 516—517, 625, 626.
— Phalangiden 470.
— Polyehäten 213.
— Sareodinen 70.
— Schlangensterne 247.
— Schwämme 110.
— Seeigel 256.
— Seesterne 245.
— Turbellarien 39, 163, 164.
Kot als Nahrung, s. Kotfresser.
Kotentleerung, s. Kot.
Kotfresser.
— Insekten 502—503, 513, 516—517, 522, 551, 553, 584, 587, 625.
— Nematoden 176, 177.
Kothülle, s. auch Membran, peritrophische.
— Allgemeines 39.
— Arachnoiden 466, 471—472.
— Araneiden 472.
— Crustaceen 433, 434.
— Gastropoden 320—321.
— Holothurien 265.
— Infusorien 98.
— Myriapoden 488.
— Phalangiden 471.
— Polyehäten 208, 214.
— Sarcodinen 71.
— Seeigel 256.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 663.
Krabben als Nahrung 374.
Kragenzellen, s. Choanocyten.
Krebsblut, Glykosidspalten 34.
Krebse, s. Crustaceen.
„Krebsauge" 440.
Kroneckersche Lösung 99.
Kropf, s. auch Honigmagen.
— Allgemeines 25.
— Cephalopoden 362, 368, 373.
— Coleoptera 550, 592, 598, 629.
— Gastropoden 275, 295, 296, 311, 314, 396.
— Hymenoptera 510, 511, 518, 519, 533, 566, 568, 571, 653.
— Insekten 25, 510, 518—519, 520, 522, 533, 547, 550—553, 566, 568, 571, 629, 651—653.
— Oligoehäten 197.
— Orthoptera 541, 551.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 650—653.
Krypten, Coleopteren: blinddarmförmige 584, 601, 606, 607, 608.
— Insekten-Mitteldarm 584, 601, 606, 607, 608.
Krystallstiel, Lamellibranchier 337, 338—343.
Kuckuecksspeichel 628.
Küchenschabe, s. Periplaneta.
Kürschner, s. Attagenus.
Kupfer, Cephalopoden (Leber) 378.

L.

Lab, Allgemeines 29.
— Arachnoidea 463.

Lab, Cephalopoden 367.
— Crustaceen 404.
— Insekten 592.
— Malacostraken 404.
— Phalangiden 463.
— Schwämme 109.
— Seesterne 243.
Labenzym, s. Lab.
Labferment, s. Lab.
Labiallappen, Crustaceen 395.
Labialspeicheldrüsen, s. Speicheldrüsen.
Labium, s. Mundwerkzeuge.
Labrum, s. Mundwerkzeuge.
Labwirkung, s. Lab.
Lactase, Allgemeines 28, 33.
— Crustaceen 405.
— Decapoden 405.
— Diptera 595.
— Gastropoden 34, (Speichel): 278, (Mitteldarmsaft): 299.
— Infusorien 96.
— Insekten 33, 595.
— Lepidoptera 595.
— Myriapoden 487.
— Oligochäten 199.
— Schwämme 109.
Lactose, s. auch Milchzucker, Lactase.
— Allgemeines 12.
Lähmung, durch Gifte, s. Gift.
Läuse, s. Hemiptera.
Lävulose, s. Fructose.
Lagis (Polychäten) 207, 208, 209, 210, 215, 216, 664.
Laktase, s. Lactase.
Lamellariidae (Gastropoden) 280.
Lamellibranchier.
— Absorpta 347.
— Absorption 343, 347.
— After 330, 345, 346, 376.
— Amylase 341, 342, 656.
— Atmungsstrom 334.
— Analsipho 345—346, 347.
— Blinddarm (siehe auch Krystallstiel) 337.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta in die 347.
— Bohrwerkzeuge 331, 335.
— Byssus 331.
— Cellulase 341.
— Chlorophyll (Mitteldarmdrüse) 348.
— Cholechrom (Mitteldarmdrüse) 348.
— Cilien 333—336, 341, 345.
— Cökum 337, 440.
— Darm 330, 377, 601.
— Dreizackiger Pfeil 338.
— Drüsen, s. auch Mitteldarmdrüse, Schleimdrüse 331.
Lamellibranchier.
— Dünndarm 337, 344, 345 bis 346.
— Einbohren 331—332.
— Eisen 347, 348, 349.
— Ejektionssipho 345, 346, 347.
— Enddarm 330, 342, 345 bis 347, 348, 376—377.
— Farbstoffe 347—349.
— Farbstoffütterung 334, 340, 342, 343—344, 346, 348, 349.
— Fermente 341, 342.
— Ferrin 348.
— Fett im Krystallstiel 341.
— — in der Mitteldarmdrüse 347.
— Freßperioden 330, 348.
— Fuß 331.
— Gallenfarbstoffe 347.
— Gallensäure 347.
— Gallerte 338—342.
— Geschmacksorgane 332, 333, 336, 348.
— Globulin im Krystallstiel 341.
— Glukose (Verdauungsprodukt) 341.
— Glykogen (Mitteldarmdrüse) 347.
— Greifwerkzeuge 332—333, 336.
— Haftwerkzeug 381, 382.
— Holzbohrer 331, 337.
— Hungererscheinungen 341.
— Ingestionssipho 332, 333, 334, 336, 346, 347.
— Invertase 341, 342, 656.
— Kiemen 332.
— Klebsekret 331, 332.
— Körnerzellen 343.
— Kot 346—347.
Krystallstiel 337, 338—343.
— Lebensweise 330, 331.
— Lipase 342.
— Lippen 335.
— Magen 330, 337, 338—343, 345.
— Magendarm, s. Mitteldarm.
— Mantel 348.
— Mantelsaumströme 333.
— Marennin 348, 349.
— Mineralien 342.
— Mitteldarm 330, 337, 338 bis 343, 339, 345—346, 347, 348.
— Mitteldarmdrüse 330, 337, 342, 343—345, 348—349.
— Mund 235, 330, 332, 334, 335, 336, 348.
— Mundlappen 335—336, 348.
— Mundsegel 335.
— Nahrung 330—332.
— Nahrungsaufnahme 332—337, 642, 643.
Lamellibranchier.
— Nahrungsbewegung 330, 332—337.
— Nahrungserwerb 330—332.
— Nahrungswahlvermögen 332, 336.
— Niere 349.
— Ösophagus 330, 337, 338, 342, 348, 349.
— Parasiten 337.
— Periodizität der Nahrung 330.
— Peristaltik 375.
— Pfeil, dreieckiger 338, 342.
— Phagocytose 343—345.
— — Vakuole, Reaktion 344.
— Protease 341, 342, 656.
— Pylorus 337.
— Raumparasiten 332.
— Reserven 347.
— Schleimdrüsen 334, 335.
— Sekretion des Magens 340.
— Sekretionszellen der Mitteldarmdrüse 344—345.
— Sinnesorgane 332, 333, 336, 348.
— Siphonen 331, 332, 333, 334 336, 346, 347.
— Sphinkter des Mundes 335.
— Strudelung 332.
— Taurin 347.
— Typhlosolis 346.
— Vacuole (Phagocyten, Mitteldarmdrüse) Reaktion 344.
— Verdauung 314, 341, 342, 344, 658.
— Wanderzellen 345, 347, 348 bis 349.
— Wimpern 333—335, 336, 341, 346.
— Zucker (Krystallstiel) 341.
Lamellibranchier als Nahrung 236, 246, 267, 285, 289, 296.
Lamellicornier (Coleoptera) 502, 545, 585, 587, 594, 604, 606, 607, 608, 618, 619, 620, 622, 623, 626, 632.
Lamia (Coleoptera) 504.
Laminaria als Nahrung 268.
Lampyriden (Coleoptera) 635.
Lampyris 544, 646, 647.
Landasseln (Isopoda), Lebensweise 380.
Landplanarien, s. Planarien.
Landpulmonaten, s. hauptsächlich Gastropoden, Arion, Helix, Limax, Testacellidae, Vitrina etc.
Lanolin 31.
Lappenquallen (Cölenteraten) 120.

Larven, s. die betreffenden Arten u. Gattungen.
Lasiocampa (Lepidoptera) 497, 626.
Lasius (Hymenoptera) 519, 521, 566.
Laterigradae (Arachnoidea, Araneiden) 447.
Latrodectes (Arachnoidea, Araneiden) 33, 449, 450, 451, 452.
Laubheuschrecken, s. Locustidae.
Laura (Crustaceen, Cirripedien) **390**, 435, 668.
Leben, Allgemeine Erklärung 1.
Lebensweise (nicht Ernährung). Hier vor allem Wohnort (Ökologie) und Verhalten. Siehe auch Nahrung, Nahrungserwerb und Nahrungsaufnahme.
— Acarina (allgemein) 443, 475, 480.
— — parasitische 475—478.
— Amphipoden 380.
— Arachnoidea 443—450.
— Araneiden 446—450.
— Brachiopoda 233.
— Brachyuren 380.
— Cestoden 170—171.
— Cirripedien 380.
— Cladoceren 380.
— Copepoden 380.
— Coleoptera (allgemeines) 489.
— Crustaceen (s. auch system. Unterabteilungen) 380—384.
— Decapoden 380.
— Diplopoden 484.
— Diptera 489.
— Entomostraken 380.
— Flagellaten 74—78.
— Gastropoden 266—274.
— Haarsterne 247.
— Hemiptera 489.
— Hirudineen 216, 217, 226.
— Holothurien 257.
— Infusorien 80.
— Insekten 488—489.
— Isopoden 380.
— Lamellibranchier 330, 331.
— Linguatuliden 443.
— Malacostraken 380.
— Myriapoden 482, 484.
— Nematoden 176—178.
— Oligochäten 190.
— Orthopteren 489.
— Polychäten 204—207.
— Sarcodina 45, 47.
— Schlangensterne 246.
— Seesterne 236.
— Tardigrada 443.
— Trematoden 165.
Lebensweise, Turbellarien 150—156.
Leber, s. vor allem Mitteldarmdrüse, dann: Abdominaldrüse, Blinddarm, Pankreas, Galle.
— Allgemeines 41, 42—45.
— Amylase (allgemein) 33.
— Ascidien 230, 231.
— als Blutdrüse (Säugetiere) 43, 44.
— Brachiopoden 235, 661.
— Cephalopoden 363, 365, 368 bis 371, 372, 373—374, 377—379.
— Cölenteraten 128.
— Cholesterin (allgemein) 44.
— Crustaceen (Cirripedien) 406, 425.
— Reservespeicher (Säugetiere) 42.
— der Säugetiere 41, **42—45**, 665—668.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 665—668.
Lebercöka, s. Blinddarm, Mitteldarmdrüse, Abdominaldrüse, Leberhörnchen.
Leberegel, s. Distomum.
Leberextrakt, Tintenfische 33.
Leberfäule 166.
Leberglykogen 44.
Leberhörnchen, s. auch Mitteldarmdrüse.
— Crustaceen 396, 406, 407, 412, **424—425**.
Leberkot, Gastropoden 313.
Lebermagen, s. Blinddarm.
Lebersaft, s. Mitteldarmdrüse, die Fermente und Verdauung.
Lecithin, Cephalopoden 378.
— Galle (Säugetiere) 43.
— Gastropoden 325.
— in der Leber (Säugetiere) 44.
Lederlaufkäfer (Colcoptera) 541.
Leibleinsche Drüse, Gastropoden 294.
Leim, zur Untersuchung von Fermenten 20.
Leiobunus (Scorpionina) 459.
Lemnesia (Acarina, freilebende) 481.
Lepas (Crustaceen, Cirripedien) 383, 386, 388, 392, 406, 435.
Lepidoptera, s. auch Insekten.
s. auch Raupen als Nahrung.
— Absorpta 632, 637, 638.
Lepidopteren, Absorption 614, 615, 618.
— Amylase 593.
— Assimilation gasförmiger Stoffe 23.
— Blattroller 527.
— Cellulase 596, 599.
— Chlorophyllan 616, 622, 633, 640.
— Chlorophyllverdauung 599.
— Einbohren 500, 503, 506, 549.
— Eiweißbildung 532.
— Enddarm 620, 624.
— Erythrodextrin (Verdauungsprodukt) 593.
— Farbstoffe 640.
— Farbstoffütterung 615, 616.
— Fettbildung 531.
— Fettnahrung 592.
— Fleischfresser 500.
— Freßperioden 629.
— Gallenfarbstoff 640.
— Glykoside-Verdauung 595.
— Holzverdauung 549.
— Inulinase 595.
— Invertase 593, 594.
— Kohlensäureassimilation 123, 531.
— Kot 625, 626.
— Lactase 595.
— Lipase 596.
— Maltase 593.
— Mitteldarm 583, 584, 586.
— Mundwerkzeuge 537, 572.
— Nahrung **497**, 500, 501, 503, 505, 506, 531.
— Nahrungsaufnahme 537, 544, 572, 644.
— Nahrungserwerb 497, 501, 503, 505, 506, 531.
— Parasiten 527.
— Puppen 23.
— Raffinase 595.
— Reserven 633.
— Schleimzellen (Darm) 607.
— Sekretion des verdauenden Saftes 601, 604, 607.
— Speicheldrüse 548—549, 650.
— Spinndrüsen 548.
— Stoffansatz 637.
Lepidopteren als Wirt 529.
Lepisma (Insekten, Thysanura) 506.
Leptodera (Nematoden) 178, 182, 185.
Leptoplaniden (Turbellarien) 162.
Leptostraken, s. Nebalia.
Leptynia als Wirt 530.
Lernaeocera (Crustaceen, Copepoden) 388.
Lethrus (Coleoptera) 584, 587, 622.

Leucin, siehe auch Aminosäuren.
— Cephalopoden, Verdauungsprodukt 366, 367.
— — absorbiert 376.
— — (Leber) 378.
— Chemische Zusammensetzung 18.
— Crustaceen (Mitteldarmdrüse) 440.
— — (Verdauungsprodukt) 404.
— Decapoden (Verdauungsprodukt) 404.
— Insekten 591.
— Oligochäten (Verdauungsprodukt) 199.
— Produkt der Protease 29.
— Sareodinen 64, 72.
— Seesterne (Verdauungsprodukt) 242.
Leucocyten, siehe auch Wanderzellen, Amöbocyten.
— Crustaceen 435.
— Iposoden 435.
— Lähmung (Mückenstich) 578.
Leucon (Schwämme) 102.
Leucoplasten 13.
Leucosolenia (Schwämme) 105.
Leydigsche Zellen.
— — Cephalopoden 377.
— — Crustaceen 438, 439.
— — Gastropoden 321, 322, 324, 327, 328.
— — Zusammenfassung und Vergleichung 664.
Libellen (Orthoptera) 489, 493.
Libellula (Orthoptera) 492, 541, 555, 604, 624, 629.
Lieberkühnsche Drüsen 34.
Ligia (Crustaceen, Isopoden) 395, 648.
Ligidium (Crustaceen, Isopoden) 383.
Lignin, Allgemeines 14, 505.
— im Kot der Termiten 516.
Ligula (Cestoden) 173.
Lima (Lamellibranchier) 331, 335.
Limax (Gastropoden) 267, 268, 270, 300, 301, 302, 320, 322, 323, 324.
Limnadia (Crustaceen, Phyllopoden) 392, 394, 406, 407, 425, 431.
Limnaea (Gastropoden) 268, 274, 318, 325.
Limnoeodium (Cölenteraten) 113, 131.
Limnoria (Crustaceen, Isopoden) 386, 644.
Limulus (Crustaceen) 151, 443.
Linekia als Wirt 269.
Linguatuliden, s. auch Arachnoidea.
— Lebensweise 443.
Liparis (Coleoptera) 548, 593, 596, 626.
Lipase, Allgemeines 27, 31.
— Arachnoidea 464.
— Cephalopoden 361, 368.
— Cölenteraten 145.
— Coleoptera 542, 596, 597.
— Crustaceen 404, 435.
— Diptera 542.
— Gastropoden (Pflanzenfresser; Speichel) 278.
— — (Fleischfresser; Speichel) 285.
— — (Verdauungssaft) 300.
— Holothurien 261.
— Hymenoptera 596.
— Infusorien 96.
— Insekten 542, 548, 596—597.
— Isopoden 405.
— Lamellibranchier 342.
— Lepidoptera 596.
— Malacostraken 404.
— Myriapoden 487.
— Oligochäten 199.
— Orthoptera 548, 596.
— Phalangiden 464.
— Polychäten 207, 208, 209.
— Sareodinen 69.
— Schwämme 110, 664.
— Seeigel 255.
— Seesterne 243, 245.
— Turbellarien 160, 162.
— höhere Würmer (allgemein) 175.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 648, 654.
Lipochrome, Crustaceen 442.
— Schwämme 110.
Lipoide, Allgemeines 17.
— Arachnoidea 473.
— Araneiden 473.
— Cephalopoden (Reserve) 377.
— Crustaceen (Mitteldarmdrüse) 438, 667.
— Galle 43.
— Gastropoden (Reserven) 325.
— Schwämme 110.
— Zellabschluß durch 39.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 667.
Lippen, s. auch Mund, Mundwerkzeuge, Mundbewaffnung.
— Allgemeines 24.
— Arthropoden, siehe Mundwerkzeuge.
Lippen, Cephalopoden 352 bis 353, 355.
— Cölenteraten 118, 120.
— Gastropoden 272.
— Hirudineen 217.
— Lamellibranchier 235.
— Nematoden 179.
— Oligochäten 191—193.
— Seeigel 248, 250—251.
— Seesterne 239.
Lippendrüsen, s. meist Drüsen, Speicheldrüsen.
— Hirudineen 220.
Lippentaster, s. Mundwerkzeuge, Mundbewaffnung.
Liriope (Cölenteraten) 131.
Lithobius (Myriapoden) 482, 483, 484, 485, 487, 488.
Lithodomus (Lamellibranchiaten) 331, 344.
Lithothamnium als Nahrung 249, 644.
Litorina (Gastropoden) 300.
Litorina als Nahrung 236.
Lobopodien, s. auch Pseudopodien, Phagocytose.
— Cölenteraten 140.
— Flagellaten 74, 75.
— Sareodinen 45, 47—52.
Lobosa, s. Sareodinen.
Locusta (Orthoptera) 546, 547, 548, 554, 555, 602, 609, 618.
Locustiden (Orthoptera) 541, 545, 547, 551, 552, 584, 586, 609, 616, 626.
Loligo (Cephalopoden) 33, **350**, **354**, 360, 362, 364, 367, 369, 370, 372, 373, 652.
Loligopsis (Cephalopoden) 364.
Lomechusa (Coleoptera, Ameisengast) 521—522.
Lomechusini 521.
Lophomonas (Flagellaten) 74.
Lucanus (Coleoptera) 502, 539.
Lucilia (Diptera) 530.
Lumbricus (Oligochäten) **190**, 192, **193**, **194**, **198**, 209, 214, 645, 648, 651.
Lumbricus als Nahrung 267, 482, 490.
Lutein, Crustaceen 442.
Lutrarien (Lamellibranchiaten) 331.
Lymantria (Insekten) 497.
Lymexolon (Coleoptera) 504.
Lymnaea, s. Limnaea.
Lymphe, Amylase darin 33.
Lyneeus (Crustaceen) 380, 426.

Lysin, Cephalopoden (Verdauungsprodukt) 367.
— — absorbiert 376.
Lysine (Bakteriolysine) Sarcodinen 55.

M.

Macrobiotus (Arachnoiden, Tardigrada) 443.
Macrodytes (Insekten) 544, 653.
Maerolepidoptera, s. Lepidoptera.
Mactra (Lamellibranchiata) 285, 344.
Mactra als Nahrung 240.
Maden, s. Tortricidae und Carpoeapsa, Muscidae.
Madreporarien (Cölenteraten) 147.
Magen, s. vor allem Mitteldarm, auch Kaumagen, Kropf, Magendarm.
— Acarina, freilebende 481.
— — parasitische 479.
— Aseidien 230, 231.
— Brachiopoden 235.
— Cephalopoden 362, 363, **364**—368, 373, 377.
— — Absorption 375, 376.
— — (Fett) 377.
— Cirripedien 404.
— Cölenteraten 110—112, 122, 124, 125—143, 145—147, 661.
— Crustaceen 380, 396, 397 bis 405, 412—426, 427, 428, 440.
— Deeapoden, 380, 396, 397, 413, 421—424, 428, 433, 485.
— Entomostraken 380, 396, 404, 406, 407, 412, 424—426.
— Formicidae, s. Mitteldarm.
— Gastropoden 295, 303, 305, 312, 313, 314, 316, 319.
— Hirudineen 222—224.
— Insekten (sozialer Magen), s. auch Kaumagen 518, 533, 550.
— Lamellibranchier 330, 337, 338—343, 345.
— Lipasen darin 32.
— Malacostraka 380, 396, **397** bis **405**, 412—424, 427, 428, 440.
— Säugetiere, Verdauung 25.
— Schlangensterne 246.
— Schwämme 101—103, 104 bis 108, 110.
— Seesterne 239, 240—242, 243, 245.
Magen, Tunicaten 230.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 650, 653, 654, 657, 660, 661, 663.
Mageneöka, s. auch Mitteldarmdrüse, Blinddarm, Leber, Pankreas.
— Ascidien 230, 231.
— Tunicaten 230.
Magendarm, s. auch Mitteldarm und Magen.
— Holothurien 260, 261, 262, 266.
— Seeigel 253.
— Turbellarien 159, 160.
Magenfalten, Tunicaten 230.
Magenmühle (Decapoden), s. Kaumagen.
Magenmund, Hymenoptera 568—571.
Magensaft, s. Verdauung, Sekretion des verdauenden Saftes.
Magenschleimhaut, Amylase darin (Säugetiere) 33.
Magensteine, Crustaceen 440.
Magenstiel, s. Manubrium.
Magentaschen, Cölenteraten 132.
Magenverdauung, s. Verdauung und die Fermente.
— der Cystieerkenblase 178.
Magnesia, Bombyx 637.
— Gastropoden (Speichel) 287.
Magnesium, Crustaceen (Mitteldarmdrüse) 442.
Maikäfer, s. Melolontha.
Maja (Crustaceen) 33, 404, 405, 429, 439, 443.
Malacobdella (Nemertinen) 174.
Malacostraken, s. besonders Crustaceen, dann: Leptostraken, Thorakostraken, Deeapoden, Braehyuren.
— Absorpta 434—435.
— Absorption 428, 429, 433.
— Blasenzellen 408.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 435.
— Cardia 397, 405, 421, 440, 486.
— Cökum 400, 426, 429.
— Drüsenfilter, s. Filter.
— Eiweißzellen 438.
— Enddarm 416, 422, 428, **433—434**.
— Fangbein 385.
— Filter im Pylorus 397, 413 bis 424, 610.
— Glykogen (in der Mitteldarmdrüse) 438.
— Greifwerkzeuge 385.
Malacostraken, Kaumagen 380, 396, 397—405, 412, 427, 428, 440, 486.
— Kot 423, 433, 434.
— Labferment 404.
— Lebensweise 380.
— Leucoeyten 435.
— Leydigsche Zellen 438.
— Lipase 404.
— Magen 380, 396, **397—405**, 412—424, 427, 428, 440.
— Mitteldarm 380, 407, 408, 412, 413, 416, 423, **426**, 428, 429, 430—433.
— Mitteldarmdrüsen 412, 416, 418, 423, 426—431, 432, 434—440, 442—443, 661.
— Mitteldarmfilter, s. Filter.
— Mund 396.
— Nahrung 383.
— Nahrungsaufnahme 392.
— Phagocytose (Amöbocyten des Blutes) 435.
— Pylorus 397, 412—424.
— Quercitrinverdauung 405.
— Sekretion des verdauenden Saftes 407.
— Speicheldrüsen 395.
— Verdauung (Magen) 402.
— Verdauungsrückstände (s. auch Kot), der Magenverdauung (erbroehen) 412.
— Vorderdarm 396.
Malaria, übertragen durch Anopheles 576.
Malariaerreger, Nahrungsaufnahme 47.
Mallophaga (Hemiptera) 506.
Malmignatte, s. Latrodectes.
Malpighische Gefäße, s. auch Exkretion.
— — Arachnoidea 460, 470, 471, 472, 473, 475.
— — Araneiden 471, 473, 475.
— — Insekten 566, 568—572, 618, 624, 625, 639.
— — Myriapoden 488.
— — Phalangiden 470.
— — Skorpionina 460.
Maltase.
— Allgemeines 27, 33.
— Cephalopoden 368.
— Coleoptera 593.
— Crustaceen 405.
— Deeapoden 405.
— Gastropoden (Speichel) 278, (Verdauungssaft) 299.
— Insekten 33, 593.
— Lepidopteren 593.
— Säugetiere 33.
Maltobiose, s. Maltose.
Maltodextrin, Allgemeines 15.
Maltose, s. auch Maltase.

Maltose, Allgemeines 12.
— Bildung durch Amylase 24, 32.
— Coleopteren (Bildung) 593.
— Hydrolyse 12.
— Oligochäten (Bildung) 199.
— Überführung in Glukose 24.
Malz, Maltase 33.
Malzzucker, s. Maltose.
Mandibel, s. Mundwerkzeuge oder Mund.
Mandibeldrüse, s. Speicheldrüse.
Mandibeltaster, s. Mundwerkzeuge.
Manninotriose (Verdauung von) Gastropoden 299.
Mannose, Allgemeines 33.
— Gastropoden (Verdauungsprodukt) 299.
Mantel.
— Cephalopoden 350.
— Lamellibranchier 348.
Manteltiere, s. Tunicaten.
Mantis (Orthoptera) 493, 546.
Manubrium (Cölenteraten) 120, 131.
Marennin, Lamellibranchier 348, 349.
Margaritana (Lamellibranchier) 330.
Mastdarm, s. Rektum, Enddarm (und Darm).
Mastdarmtasche, s. Enddarmcökum, Kloake.
Mastigamöben (Sarcodinen) 74.
Mastigella (Sarcodinen) 74, 79, 80.
Mastigina (Sarcodinen) 80.
Mastigophoren, s. Flagellaten.
Mastobranchus (Polychäten) 215, 664.
Maul, s. Mund.
Maulbeerblätter, chem. Zusammensetzung 496.
Maultier als Wirt 177.
Maulwurfsgrille, s. Gryllotalpa.
Maxillen, s. (Mund u.) Mundwerkzeuge.
Mediola (Lamellibranchier) 340.
Medusen (Cölenteraten) 118, 267.
Mehlwurm, s. Tenebrio.
Melaninkörner, Sarcodinen 47.
Meleagrina (Lamellibranchiaten) 335.
Melia (Crustaceen) 390.
Melibiose, Produkt der Spaltung durch Raffinase 34.
Melitriose, s. auch Raffinase.
Melitriose, Chemische Zusammensetzung 12.
Meloe (Coleoptera) 527.
Melolontha (Coleoptera) 545, 551, 553, 555, 584, 587, 594, 597, 606, 618, 621, 622, 623, 626, 630, 632, 639, 496, 540.
Melolontha als Nahrung 490.
Membran, peritrophische, s. auch Kothülle.
— — Allgemeines 662.
— — Coleoptera 612.
— — Crustaceen 433.
— — Diptera 579, 611, 612, 614.
— — Hymenoptera 514, 610, 612.
— — Insekten 514, 579, 609 bis 612, 662—663.
— — Orthoptera 611, 612.
— — Zusammenfassung und Vergleichung 662—663.
Membran, undulierende, Infusorien 84, 87.
Mensch, s. auch Säugetiere.
— Ernährung 24—45.
— Invertase 33.
— Kot 40.
— Lactase 33.
— Verdauung 24—45.
Mensch als Wirt 47, 81, 176, 530.
Mentum, s. Mundwerkzeuge.
Mermis (Nematoden) 189, 665.
Mermithiden (Nematoden) 175, 176, 185.
Mesenterialfilamente.
— Cölenteraten 133, 135, 137 bis 140.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 657.
Meso-Ectoderm, Schwämme 101.
Mesostoma (Turbellarien) 154, 158.
Methanderivate, Allgemeines 17.
Methylenblaufütterung, s. Farbstoffütterung.
Metridium (Cölenteraten) 124, 642.
Microcosmus (Ascidien) 231.
Microlepidopteren, s. Lepidoptera.
Micropteryginen (Insekten) 572.
Microphthalmata (Arachnoidea, Araneiden) 456, 468.
Microstomum (Turbellarien) 150, 152, 153, 155, 161.
Mikrokokken als Nahrung 76.
Milben, s. Acarina.
Milchgerinnung, s. Lab.
Milchsäure, Allgemeines 11.
— Gastropoden, Bildung in Verdauungssaft oder Mitteldarmdrüse 207, 304.
— in Honig 510.
Milchverdauung, s. Lab u. Lactase.
Milchzucker, s. Lactose u. Lactase.
Milchzucker-Spaltung, s. Lactase.
Millonsche Reaktion 19.
Mineralien.
— Araneiden 474—475.
— Cephalopoden 378.
— Crustaceen 440—442.
— Gastropoden 325—326, 328 bis 329.
— Insekten 627, 628, 635, 637, 638.
— Lamellibranchier 347.
Mineralsäure, s. Säure.
Minierspinne, s. Cteniza.
Mitteldarm, entodermaler, verdauender Abschnitt des Darmes. Bei Protozoen s. Vakuole; bei Cölenteraten, Schwämmen s. Magen. S. auch Blinddarm, Mitteldarmdrüse, Abdominaldrüse, Leber, Pankreas, Magen, Magendarm.
— Acarina, freilebende 481, 482.
— Acarina, parasitische 479, 480.
— Allgemeines 25, 34, 35, 37, 38, 39, 41, 42.
— Arachnoidea 459—470, 472—475, 666.
— Araneiden 461.
— Ascidien 230, 231.
— Brachiopoden 235, 661.
— Brachyuren 429.
— Cephalopoden 363—365, 368, 374—376.
— Cladoceren 424.
— Coleoptera 583, 584, 586, 587, 588, 592, 598, 605.
— Crustaceen 380, 388, 396, 406—408, 412, 413, 414, 416, 423, 424—426, 429, 430, 431, 432, 433.
— Decapoden, s. Malacostraken.
— Diptera 544, 579—580, 585, 586, 614.
— Echinodermen (Allgemeines) 236.
— Entomostraken 380, 396, 406, 407, 412, 425—426, 431, 433.
— Funktion, allgemein 25.
— Gastropoden 266, 305, 306, 311—314, 315, 316—317, 318—320.

Mitteldarm, Haarsterne 247.
— Hirudineen 222—225.
— Holothurien 260—265.
— Hymenoptera 514, 515, 518, 568—569, 584, 595, 616, 617.
— Insekten, s. auch Zapfen 514—515, 518, 533, 552, 579—580, 583—618, 622, 623, 631, 632—633, 640, 659—660.
— Lamellibranchier 330, 337, 338—343, 345—346, 347, 348.
— Lepidoptera 583, 584, 586.
— Malacostraken 380, 407, 408, 412, 413, 416, 423, 426, 428, 429, 430, 431, 432, 433.
— Myriapoden 485, 486—487, 488.
— Nematoden 184, 186, 187, 189.
— Nemertini (gleich Darm) 174.
— Neuroptera 625.
— Oligochäten 194, 197—201, 202, 203.
— Orthoptera 552, 584, 585, 586, 588, 610.
— Phalangiden 459.
— Polychäten 207—216.
— Schlangensterne 246—247.
— Seeigel 247, 253—256.
— Seesterne 239, 240—241, 245.
— Skorpionina 460.
— Trematoden (gleich Darm) 167, 168—170.
— Tunicaten 230.
— Turbellarien (gleich Darm) 149—150, 157—164.
— Würmer, höhere (Allgemeines) 174—175.
— Zusamenfassung und Vergleichung 643, 645, 650, 652, 653—663, 664, 665, 666.
Mitteldarmdivertikel, s. Mitteldarmdrüse, Blinddarm, Leber, Abdominaldrüse, Pankreas.
Mitteldarmdrüsen.
— Acarina, parasitische 479.
— — freilebende 481.
— Allgemeines 34—35, 45.
— Amphipoden 411.
— Arachnoidea 443, 459, 460, 461, 465, 466, 469—470, 472—475, 666.
— Araneiden 461, 466, 470, 473.
— Ascidien 230—231.
— Brachiopoden 235, 661.
— Carcinus 389.
Mitteldarmdrüsen.
— Cephalopoden, s. Leber.
— Cirripedien 406, 425.
— Cölenteraten, s. Magen.
— Coleoptera 543.
— Crustaceen 380, 389, 397, 406—411, 424—433, 434—440, 442—443, 662, 666.
— Decapoden 397, 407—410, 423, 424, 427—431, 432, 433, 434, 436, 437, 438, 439, 440, 442, 443, 662.
— Entomostraken 424.
— Gastropoden 266, 276, 285, 295, 296, 304—311, 313—318, 327—330.
— — Allgemeines 305.
— — Chemische Zusammensetzung 328—329.
— — Phagocytäre Verdauung 317.
— — Pigmente 329.
— — als ernährendes Organ (Reservestoffe) 321—326.
— — als Resorptionsorgan 310—311.
— Hirudineen 222—223.
— Insekten 584—586, 605 bis 606, 608—609, 610, 614, 616, 617, 618, 639.
— Isopoden 426, 432, 436.
— Lamellibranchier 330, 337, 342, 343—345, 347—349.
— Malacostraken 412, 416, 418, 423, 426—431, 432, 434—440, 442—443, 661.
— Myriapoden 486, 487.
— Nematoden (Coeca) 184.
— Ostracoden 425.
— Phalangiden 459.
— Polychäten 207, 208, 209, 210—213.
— Seeigel 254—255.
— Seesterne 239, 240—245, 246.
— Skorpionina 460, 465, 473.
— Trematoden, s. Mitteldarm.
— Tunicaten 230, 231, 661.
— Turbellarien, s. Mitteldarm.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 656, 657—658, 660, 661—662, 663, 664, 666—668.
Mitteldarmdrüsenferment, s. Fermente und Mitteldarmdrüse.
Mitteldarmfilter, Malacostraka 416, 421, 423.
Mitteldarmsaft, s. Sekretion des verdauenden Saftes.
Mnesta (Cölenteraten) 114.
Modiola (Lamellibranchiaten) 331.
Molgula (Ascidien) 228.
Mollusken, Allgemeines, s. Gastropoden, Lamellibranchiata, Cephalopoden, Chiton.
— — Mitteldarmdrüse 666.
— — Nahrungsaufnahme 642.
— — Protease 646.
— — Raffinase 34.
— — Speicheldrüsen 647.
— — Verdauungsphagocytose 656.
Mollusken als Nahrung 204, 248, 257, 383, 384, 489.
Monaden (Flagellaten) als Nahrung 64.
Monadinen (Flagellaten) 74, 78, 79.
Monamidosäure, s. Aminosäuren.
Monas (Flagellaten) 76.
Monascidien 230.
Monoaminosäuren, s. Aminosäuren.
Mononatriumphosphat,
— Gastropoden (Verdauungssaft) 297.
— Decapoden (Verdauungssaft) 403.
— Insekten (Verdauungssaft) 589—590.
Monoporus (Turbellarien) 157, 159.
Monosaccharide, (s. Glukose, Fruktose, Gallaktose)
— Allgemeines 11, 16.
Monostomum (Turbellarien) 165.
Monotocardia (Gastropoden) 267, 318.
Monstrilla (Crustaceen) 433.
Monstrilliden 388.
Mordraupen 500.
Monophagie, s. Homophagie.
Morrensche Drüsen, s. auch Kalkdrüsen.
— — Oligochäten 195.
Most als Nahrung 176.
Mosquito, s. Culiciden.
Motte, s. Tinea, Tineola.
Mucin, siehe auch Schleimsekretion.
— Allgemeines 20.
— Cephalopoden 357, 362.
— Gastropoden 276, 277, 323, 648.
— Hemiptera 628.
— Insekten 547, 628.
— im Menschenspeichel 24.
— Orthopteren-Speichel 547.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 648.
Mücken, s. Anopheles, Culex, Culiciden, Nemocera.

Mücken als Nahrung 482.
— als Wirt 177.
Mückenstich 576—578.
Mucocyten, s. Schleimsekretion. — Gastropoden (Speicheldrüsen) 279.
Mucronalia (Gastropoden) 269.
Mugil als Nahrung 383.
Müllersche Körper 501.
Mund, s. auch Osculum, s. auch Zellmund, Mundbewaffnung, Mundwerkzeuge.
— Acarina, parasitische 476, 478.
— Arachnoidea 457, 458.
— Aranciden 458.
— Ascidien 226.
— Brachiopoden 234.
— Cephalopoden 349.
— Cölenteraten 111, 115, 118, 120, 121, 122, 123, 124, 132, 133, 134.
— Crustaceen 396.
— Flagellaten 75, 77, 78, 79.
— Gastropoden (Pflanzenfresser) 272.
— — (Fleischfresser) 281.
— — (Parasiten) 269.
— Haarsterne 247.
— Hirudineen 217, 218.
— Holothurien 260.
— Insekten 533, 546, 549, 550, 563.
— Lamellibranchier 235, 330, 332, 334, 335, 336, 348.
— Malacostraken 396.
— Myriapoden 482, 484, 485.
— Nematoden 178—179.
— Oligochäten 183, 191.
— Schlangensterne 246, 247.
— Säugetiere 24.
— Seeigel 247, 248—250, 253.
— Seesterne 236, 237, 239, 240, 245.
— Trematoden 165.
— Turbellarien 149.
— Zusammenfassung und Vergleichung 641.
Mundbewaffnung (s. auch Saugwerkzeuge, Mundwerkzeuge, Greifwerkzeuge, Mund, Bohrwerkzeuge).
— Allgemeines 24.
— Arachnoidea 443, 444, 446, 450—451, 453—454, 476, 477, 480.
— Araneidea 444, 446, 450, 458.
— Brachiopoden 234, 235.
— Cephalopoden 352—355.
— Cölenteraten 111, 115—122, 123, 127, 128.
— Crustaceen 379, 387—388, 391—394, 395.
Mundbewaffnung, Flagellaten 78.
— Gastropoden 266, 272—275, 279, 282—283.
— Hirudineen 217—218.
— Holothurien 257—258.
— Infusorien 81, 82, 83, 84, 85, 87, 89, 90, 91.
— Insekten 490—493, 494, 508, 514, 517, 519, 523, 532—545, 549—550, 557—561, 571—576, 580—582.
— Lamellibranchier 335—336.
— Myriapoden 482—483, 484, 485.
— Nematoden 179.
— Oligochäten 191, 192.
— Polychäten 204, 205, 206.
— Schlangensterne 246.
— Schwämme 104—105.
— Seeigel 248, 250—253.
— Seesterne 239.
— Turbellarien 154—156.
— Zusammenfassung und Vergleichung 643, 644, 645, 646, 652.
Munddrüsen, s. meist Speicheldrüsen.
— Säugetiere 24, 25.
Mundfalte, s. Mund.
Mundfangarme, s. Tentakeln.
Mundhaut, s. Mund.
Mundkegel, s. Mund.
Mundlappen, Lamellibranchier 335, 336.
Mundscheibe, s. Mund.
Mundstiel, Cölenteraten 132, 133.
Mundwerkzeug, s. auch Wurfwerkzeuge, Greifwerkzeuge, Kauwerkzeug, auch Stilette, Saugwerkzeuge, Bohrwerkzeuge, Mund, Kiefer, Radula, Saugröhren.
— Acarina, freilebende 480.
— — parasitische 476, 477.
— Allgemeines 24.
— Arachnoiden 443, 444, 446, 450—451, 453—454, 476, 477, 480.
— Araneiden 453.
— Chilopoden 482.
— Cirripedien 391.
— Cölenteraten 111, 115—122, 123, 127, 128.
— Coleoptera 535, 536, 540, 541.
— Crustaceen 379, 387—388, 390—394, 395.
— Decapoden 392, 393, 394.
— Diplopoden 484.
— Diptera 544, 572—576.
— Entomostraken 391.
— Hemiptera 580.
Mundwerkzeug, Hymenoptera 539, 541, 557—561.
— Insekten, s. Mundbewaffnung.
— Lepidoptera 557, 572.
— Myriapoden 482—483, 484, 485.
— Orthoptera 493, 533 bis 536, 540, 541, 546.
— Phalangiden 444.
— Zusammenfassung und Vergleichung 643, 644, 645, 646, 652.
Musca (Dipteren), s. auch Calliphora, 30, 178, 572, 573, 590, 612, 646, 647.
Musca als Nahrung 453, 456, 469, 482.
Muscheln, s. Lamellibranchier.
Musciden (Diptera) 128, 530, 583.
Muscularis, s. Darm.
Muskeln des Darmes, s. Peristaltik.
Muskelmagen, s. auch Kaumagen.
— Holothurien 260.
Murex (Gastropoden) 267, 280, 281, 284, 286, 292, 295.
Murex als Nahrung 236.
Mya (Lamellibranchier) 331, 334, 742.
Mya als Nahrung 384.
Mygale (Arachnoidea, Araneiden) 450.
Myriapoden, s. auch Chilopoden u. Diplopoden.
— Absorption 487—488.
— Absorptionsstadium (Mitteldarm) 487.
— After 488.
— Amylase 485, 487.
— Becherzellen 487.
— Blinddarm 486, 487.
— Enddarm 488.
— Exkretion 488.
— Fettkörper 488, 664.
— Freßakt 484.
— Fühler 482.
— Gift 483—485.
— Giftdrüsen 483—484.
— Greifwerkzeuge 482—483, 484.
— Hungererscheinungen 488.
— Kaumagen 486.
— Kiefer, s. Mundwerkzeuge.
— Kopfdrüsen, s. Speicheldrüsen.
— Kot 488.
— Kothülle 488.
— Lactase 487.
— Lebensweise 482, 484.
— Lipase 487.
— Malpighische Gefäße 488.

Myriapoden, Maxillen, s. Mundwerkzeuge.
— Mitteldarm 485, 486—487, 488.
— Mitteldarmdrüse 486, 487.
— Mund 482, 484, 485.
— Mundwerkzeuge 482—483, 484, 485.
— Nahrung 482—485.
— Nahrungsaufnahme 482—484.
— Nahrungsfang 482—485.
— Ösophagus 485—486, 488.
— Peristaltik 485.
— Pharynx 480—481, 485.
— Protease 487.
— Reaktion 483, 485, 487.
— Reserven 488.
— Sekretion des verdauenden Saftes 487.
— — des Giftes 483.
— Sekretionsstadium (Mitteldarm) 487.
— Speicheldrüsen 485.
— Stinkdrüsen 485.
— Verdauung 485, 487.
— Vorderdarm 485—486, 488.
Myricin, im Wachs 17, 507.
Myriotrochus als Wirt 269
Myrmecocystus (Insekten, Hymenopteren) 520, 653.
Myrmeleon (Neuroptera) 494, 544, 613, 618, 621, 625, 630, 646.
Myrmecophila (Orthoptera) 602, 604, 607.
Myrmica (Hymenoptera) 521, 565.
Myrus als Wirt 204.
Mysis (Crustaceen) 383.
Mytilus (Gastropoden) 329, 330, 331, 332, 335, 337, 339, 341, 342, 343, 344, 345, 347.
Mytilus als Nahrung 236, 350.
Myxomyceten 53, 60, 62, 64, 655.

N.

Nachverdauung, beim Mensch, Allgemeines 40.
Nährstoffe, s. Nahrung.
— Wert der 20.
Nährmuscheln, Cölenteraten 127.
Nährmuskelzellen.
— Cölenteraten 127, 139.
Nährzellen, s. Absorption.
Nahrung, die einzelnen Nährstoffe siehe unter diesen; ferner unter Pflanzenfresser, Fleischfresser, Partikelfresser und den einzelnen Tierspecies. S. auch Überernährung.
Nahrung, absorbierte, s. Absorpta.
— Acarina, freilebende 480—481.
— — parasitische 476.
— Allgemeines 9—23.
— Alloeocölen 150.
— Amphipoden 383.
— Arachnoidea 444, 446, 476, 480.
— Araneiden 446—450.
— Ascidien 226.
— Brachiopoden 233.
— Cirripedien 383.
— Cephalopoden 350—351.
— Chilopoden 482.
— Cölenteraten 112—115.
— Coleoptera **490,** 494, 496, **497,** 502, 503, 504, 507.
— Crustaceen 380—384.
— Decapoden 383—384.
— Diplopoden 484.
— Diptera 495, 501, 528—531.
— Entomostraken 380—383.
— Flagellaten 73.
— Form der 21.
— Gastropoden 266—278, 283, 303.
— Haarsterne 247.
— Hemiptera 502, 506, 527, 528.
— Hirudineen 216—217, 221, 226.
— Holothurien 257—258.
— Hymenopteren 501, 503, **507—516,** 518—525, 528, 529.
— Infusorien 80.
— — (Schlinger) 81.
— — (Strudler) 84, 85.
— — (Suctorien) 90.
— Insekten 489—532.
— Isopoden 383.
— Lamellibranchier 330—332.
— Lepidoptera **497,** 501, 503, 505, 506, 531.
— Malacostraken 383.
— Myriapoden 482—485.
— Nematoden, der freilebenden, 176.
— —, der parasitären, 177 bis 178.
— Neuroptera 494.
— Oligochäten 190—193.
— Orthoptera 491, 493, 495, 504, 506, **516—518,** 525, 526.
— Ostracoden 383.
— Phalangiden 444.
— Phyllopoden 383.
— Polychäten 204.
— Polycladen 150.
Nahrung, Protozoen (Allgemeines) 45.
— Rhabdocölen 150.
— Säugetiere 11—23.
— Sarcodinen 45, 47—52.
— Schicksal, weiteres der, s. Absorpta.
— Schlangensterne 246.
— Schwämme 107.
— Seeigel 248—250.
— Seesterne 236.
— Skorpione 444.
— Thysanura 506.
— Trematoden 166.
— Tricladen 150.
— Tunicaten 226, 233.
— Turbellarien 150.
Nahrungsaufnahme, s. auch Greifwerkzeuge.
— Acarina, freilebende 480, 646.
— — parasitische 475—478.
— Allgemeines 3—24.
— Amphioxus 231, 334, 642.
— Appendicularien 231, 642.
— Arachnoidea 444—456, 645.
— Araneiden 453—454, 645.
— Ascidien 124, 226—229.
— Brachiopoden 124, 233—234, 642.
— Cephalopoden 352—362.
— Chätopoden (Allgemeines) 642.
— Chilopoden 482.
— Cladoceren 392, 642.
— Cirripedien 391—392, 642.
— Cölenteraten 115, 381, 643.
— Coleoptera 539, 540, 542, 543, 644, 645, 646.
— Copepoden 385, 642, 646.
— Crustaceen (freilebend) 385, **390,** 394, 395, 642, 644.
— Decapoden 392, 394.
— Diplopoden 484.
— Diptera 542, 544, 572—576, 574—580.
— Echinodermen (Allgemeines) 642, 643, 644, 645.
— Flagellaten 74, 75, 645.
— Gastropoden (Fleischfresser) 205, 279—283, 287—291, 295, 303.
— — (Pflanzenfresser) **272,** 275, 276—279, 642, 645.
— Haarsterne 247, 642.
— Hemiptera 580—583.
— Hirudineen 217.
— Holothurien 257—258, 642.
— Hymenoptera 539, 541, 557—561.
— Infusorien: Schlinger 81.
— — Strudler 84.
— — Suctorien 90, 646.
— — Zusammenfassend 643.
— Insekten **553—560,** 557—561, 583.

Nahrungsaufnahme, Isopoden 386, 644.
— Lamellibranchier 332—337, 642, 643.
— Lepidoptera 537, 544, 572, 644.
— Malacostraken 392.
— Myriapoden 482—484.
— Nematoden 182—184.
— Neuroptera 544, 646.
— Oligochäten 191—193, 642.
— Orthoptera 539, 541.
— Phyllopoden 392.
— Polychäten 205—207, 644.
— Rotatoria 642.
— Sarcodinen 45, 47—60, 643.
— Schlangensterne 246.
— Schwämme 104—107, 122, 642.
— — in die Schwammzellen 77, 107—108, 656.
— Seeigel 250—253.
— Seesterne 239—242, 646.
— Trematoden 166.
— Tunicaten 226, 233, 334, 642, 643.
— Turbellaria 152, 155—156, 645.
— Zusammenfassung und Vergleichung 621—650.
Nahrungsbewegung, s. Darmbewegung und Peristaltik.
— Appendicularien 226—228.
— Arachnoiden 469.
— Ascidien 226—229.
— Brachiopoden 232.
— Cölenteraten 124, 127, 131, 133, 134.
— Flagellaten 77.
— Gastropoden 274, 311—314.
— Infusorien 87, 92.
— Lamellibranchier 330, 332—337.
— Sarcodinen 56.
— Schwämme 104—108, 110.
Nahrungserwerb, s. auch Greifwerkzeuge.
— Acarina, freilebende 480.
— — parasitische 476.
— Allgemeines 22.
— Amphipoden 386, 388.
— Appendicularien 232.
— Arachnoidea 444—453.
— Araneiden 446—449.
— Branchiuren 388.
— Cephalopoden 350—352.
— Chilopoden 482.
— Cirripedien 386, 388.
— Cölenteraten 115.
— Coleoptera **490**, 494, 496, 497, 502, 503, 504, 507.
— Crustaceen 384—390.
— Diptera 495, 501, 528—531.
— Flagellaten 74, 75.
Nahrungserwerb, Gastropoden 266.
— — (Fleischfresser) 266—267, 279, 294—295.
— — (Pflanzenfresser) 267—268, 272—279.
— Hemiptera 502, 506, 527, 528.
— Hirudineen 217.
— Holothurien 257—258.
— Hymenoptera 501, 503, **507—516**, 518—525, 528, 529.
— Infusorien 81.
— — Schlinger 81.
— — Strudler 84, 85.
— — Suctorien 90.
— Insekten 489—532.
— Isopoden 386.
— Lamellibranchier 330—332.
— Lepidoptera **497**, 501, 503, 505, 506, 531.
— Myriapoden 482—485.
— Neuropteren 494.
— Oligochäten 192.
— Orthoptera 491, 493, 495, 504, 506, 516—518, 525, 526.
— Phalangiden 444.
— Rhizocephaliden 388—390.
— Sarcodinen 47—60.
— Schlangensterne 246.
— Seeigel 248—250.
— Seesterne 236—239.
— Solifugen 446.
— Thysanura 506.
— Turbellarien 152.
Nahrungsimport, s. Nahrungsaufnahme.
— Amöben 50.
Nahrungslose Formen.
— Acarina, parasitische 476
— Arachnoiden 450.
— Bonellia 175.
— Nematoden 189, 665.
Nahrungswahlvermögen,
— Cölenteraten 119.
— Cirripedien 391.
— Gastropoden 269—272.
— Holothurien 257.
— Hymenoptera 561.
— Infusorien, Schlinger 84, 95.
— — Strudler 85, 95.
— Insekten 498—500, 537.
— Lamellibranchier 332, 336.
— Sarcodinen 58—60.
— Turbellarien 162.
Nais als Nahrung 112, 161.
Najaden (Lamellibranchiaten) 336.
Nalepasche Drüsen, Gastropoden 276, 279.
Nassa (Gastropoden) 283.
Nashornkäfer, s. Oryctes.
Nassula (Infusorien) 94.
Natalio (Cölenteraten) 121.
Natica (Gastropoden) 289.
Naticidae 267, 280.
Nautilus (Cephalopoden) 350, 364.
Nebalia (Crustaceen, Malacostraken) 408, 413, 422, 423.
Nebendarm.
— Polychäten 207.
— Seeigel 253, 255.
Nebenzunge, s. Mundwerkzeuge.
Necrodes (Coleoptera) 587.
Necrophorus (Coleoptera) 494, 551, 553, 584, 587, 620, 621.
Necterus als Wirt 169.
Nektar, Insektennahrung 501, 502, 509—511.
Nematoceera (Diptera) 585, 602.
Nematoden, Absorpta 188.
— Absorption 187, 659.
— After 188.
— Amygdalin, Spaltung 186.
— Amylase 186.
— Anoxybiose (Glykogenverbrauch) 189.
— Anticoagulin 183, 649.
— Antifermente 178.
— Außenverdauung 183, 645.
— Blinddarm 184.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 188.
— Blutverdauung 187.
— Carminfütterung 183, 186.
— Darm 184—188.
— Darmbewegung 187.
— Darmzellen 186.
— darmlose Formen 175, 185.
— Drüsen 182, 183, 188.
— Einbohren 177.
— Eisenfütterung 187.
— Enddarm, 185, 188.
— Farbstoffütterung 183, 187.
— Farbstoffinjektion 190.
— Ferment (intrazelluläres) 189.
— Fermentschutz 178.
— Fett als Reserve 189.
— Fettkörper 185, 188—189.
— Fettsäuren 189.
— Fettzellen 189.
— Gärung (Anoxybiose) 189.
— Gifte 183.
— Glukose 189.
— Glycyl-l-tyrosin 185.
— Glykosidspaltung 186.
— Glykogen 186, 187, **189**.
— Glykogenase 33, 186, 189.
— Glykogenbildung 187.
— Haftwerkzeuge 178, 179.
— Heterogonie 176.
— Indigocarminfütterung 183, 187.
— Isolationsgewebe 188.
— Kaumagen 184.

Nematoden, Klappenventile 184.
— Kopfdrüse 182, 183.
— Kot 187.
— Kotfresser 176, 177.
— Larven 176—177.
— Lebensweise 176—178.
— Lippen 179.
— Methylenblaufütterung 184, 187.
— Mitteldarm 184, 186, 187, 189.
— Mitteldarmmuskulatur 187.
— Mund 178—179.
— Nahrung der freilebenden 176.
— — der Parasiten 176—178.
— Nahrungsaufnahme 182—184.
— — durch die Haut 183.
— Ösophagus 176, 179—182, 183, 184, 189, 647.
— Ösophagusdrüsen **182**, 183.
— Ösophaguszähne 180.
— Übergang vom Ösophagus zum Mitteldarm 184.
— Parasiten 176—178.
— Peristaltik 187—188.
— Phloridzin, Verdauung 186.
— Protease 185.
— Quercitrinverdauung 186.
— Reserven 185, 188.
— Salicinverdauung 186.
— Saugwerkzeug, siehe Ösophagus.
— Schutz gegen proteolytische Fermente des Wirtes 178.
— Sekretion des verdauenden Saftes 186, 659.
— Stoffwechsel 189.
— Trophochondren 187, 189.
— Trypsin 185.
— Valeriansäure 189.
— Verdauung 171, 183, **185**.
— Vorderdarm 178—182, 183, 184.
— Wirtswechsel 176.
— Zähne 178, 179, 180—182.
— Zymogengranula 187.
Nematoden als Nahrung 46, 150.
Nematoxys (Nematoden) 182.
Nematus (Hymenoptera) 598, 604.
Nemertini, After 174, 175.
— Blinddarm 174.
— Darm 174, 175.
— Gift 174.
— Greifwerkzeuge 174.
— Phagocytose 174.
— Rüssel 174.
— Stilette 174.
Nemertinen als Nahrung 150.
Nemesia (Arachnoidea, Araneiden) 460, 461.
Nepa (Hemiptera) 548, 624, 648.
Nephelis 221, 225.
Nephelis als Nahrung 226.
Nepidae 489, 620.
Nereis (Polychäten) **206**, 207, 331.
Nervensystem, Regulierung durch das 35.
Nesselkapsel, Cölenteraten 115—120.
— Gastropoden 305.
— Infusorien 84.
— Turbellarien 152.
Nesselzellen, Cölenterata 111, 112, **115—118**, 138.
— Turbellarien 152.
Netze.
— Arachnoidea 447—449.
Neuraldrüse, Aseidien 229.
Neuroptera.
— Absorption 613, 618.
— Außenverdauung 544, 646.
— Eisenfütterung 618.
— Enddarm 621.
— Fallen 494.
— Hunger 631.
— Kaumagen 553, 555.
— Kot 625.
— Mitteldarm 625.
— Nahrung 494.
— Nahrungsaufnahme 544, 646.
— Nahrungserwerb 494.
Neutralfette, s. auch Fett.
— Aufbau 16, 658.
— Cölenteraten (Reserve) 147.
— im Stoffwechsel der Decapoden 431.
— im Dünndarm der Wirbeltiere 32.
— Entstehung 16.
— in Lymphgefäßen 41.
— Turbellarien 160.
Neutralrot 94, 96, 144, 162.
Netzspinnen (Arachnoidea, Araneiden) 448.
Niere, Lamellibranchier 349.
Nonne, s. Lymantria.
Noteus als Nahrung 148.
Notomastus (Polychäten) 209, 215, 664.
Notonectidae (Hemiptera) 489
Nuclease, Allgemeines 27, **29**.
Nucleoalbumide, Allgemeines 19.
Nucleoalbumin, Gastropoden 285, 325.
— — (Mitteldarmdrüse) 329.
Nucleoproteide, Allgemeines 19.
Nucula (Lamellibranchier) 336.
Nuculiden 336, 642.
Nudibranchier (Lamellibranchier) 305, 314, 318.
Nyctotherus (Infusorien) 81, 98, 665.

O.

Oberflächenspannung, zur Erklärung der Zirkumfluenz (Sarcodinen) 49.
Oberlippe, s. Mundwerkzeuge, Lippen oder Mund.
Oberlippendrüse, Arachnoidea 454, 455.
Oberkiefer, s. Mundwerkzeuge.
Obstmaden, s. Tortricidae und Carpocapsa.
Octopoden (Cephalopoden) 351.
Octopus (Cephalopoden) 33, 38, 350, **351**, **356**, 361, 362, 364, 365, 367, 369, 370, 373, 374, 376, 378, 379, 645, 648, 650, 655.
Oceania (Cölenteraten) 125.
Oceaniden 131.
Oeneria (Lepidoptera) 593, 595.
Oeyale (Arachnoidea, Araneiden) 456.
Öcologie, s. Lebensweise.
Ögopsiden (Cephalopoden) 365.
Öl, s. auch Fett.
— in Gallen 529.
— Hymenopteren 563.
— in Reserve, Flagellaten 80.
— — — Sarcodinen 72.
Ölverdauung, s. Lipase.
Önozyten, s. Fettkörper.
— Insekten 635.
Ösophagus, s. auch Cytopharynx.
— Allgemeines, Wirbeltiere 25.
— Acarina, freilebende 480—481.
— — parasitische 477, 478—479.
— Appendicularien 232.
— Arachnoidea 457—459.
— Araneiden 457, 458.
— Aseidien 226—229, 230.
— Brachiopoden 235.
— Cephalopoden 362—363.
— Cölenteraten 123, 124, 131, 132, 134—135, 137.
— Coleoptera 550, 587, 588, 592.
— Crustaceen 380, 384—395, 396—405, 412—424, 440—442.

Ösophagus, Ctenophoren 132.
— Diptera 577—579.
— Entomostraken 396, 426.
— Gastropoden (Pflanzenfresser) 274, 275.
— — (Fleischfresser) 281, 283, 285, 292, 294—296, 303, 316—317.
— Holothurien 260.
— Hymenoptera 566.
— Insekten 510—511, 518—519, 522, 526, 533, 542, 543—544, 550—556, 566 bis 571, 572, 576—577, 579, 580, 612.
— Lamellibranchier 330, 337, 338, 342, 348, 349.
— Mermithiden 185.
— Myriapoden 485—486, 488.
— Nematoden 176, 179—182, 183, 184, 189, 647.
— Oligochäten 193—197.
— Orthoptera 547.
— Phalangiden 457.
— Polychäten 206, 216.
— Säugetiere 25.
— Scyphomedusen 131.
— Seeigel 250, 253, 254.
— Seesterne 239, 243.
— Skorpionina 457.
— Trematoden 168.
— Tunicaten 229—230, 232.
— Turbellarien 154—157.
— Zusammenfassung und Vergleichung 650—653.
Ösophagusdrüsen, s. Drüsen und Speicheldrüsen.
— Gastropoden 275, 294.
— Insekten 545, 547.
— Nematoden 182.
Ösophaguszähne, Nematoden 180.
Östriden 531.
Oikopleura (Appendicularien) 232, 642.
Oithonia (Crustaceen) 382, 396.
Octocorallen (Cölenteraten) 135.
Oleinsäure, Chemische Zusammensetzung 16.
— Schwämme 110.
— durch Magensaft der Decapoden abgespalten 405.
Oligochäten (insbesondere Regenwürmer) 190—203.
— Absorpta 202.
— Absorption 199, 200—201.
— Absorptionszellen 199, 200 bis 201.
— After 201.
— Amylase 193, 199.
— Anoxybiose (Glykogenverbrauch) 203.
— Außenverdauung 193.
Oligochäten, Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 202.
— Carminfütterung 201, 202.
— Cellulase 199.
— Chloragogen 197, 198, 202 bis 207.
— Chloragogenzellen 197, 202.
— Cilien 200.
— Darm 197—202.
— Drüsen 192, 193—197, 199 bis 200.
— Einziehen von Blättern 190—191, 192.
— Eiweiß (Reserve) 203.
— Enddarm 201.
— Exkretion 196, 202.
— Farbstoffe 197, 198, 202—203.
— Farbstoffütterung 198, 201, 202, 203.
— Fermente im Mitteldarm 199.
— Fettabsorption 200.
— Fett als Reserve 203.
— Fettsäure 203.
— Gärung (Anoxybiose) 203.
— Glykogen 199, 203.
— Glykogenase 199.
— Greifapparate 190—193.
— Hungererscheinungen 203.
— Inulinase 199.
— Invertase 199.
— Kalkdrüsen 195.
— Katalase 199.
— Kaumagen 197.
— Kohlehydratverdauung 199.
— Kot 201.
— Kropf 197.
— Lactase 199.
— Lebensweise 190.
— Leucinbildung 199.
— Lipase 199.
— Lippen 191—193.
— Maltosebildung 199.
— Mitteldarm 193, 197—201, 202, 203.
— Morren'sche Drüsen 195.
— Mund 183, 191.
— Muskelmagen 197.
— Nahrung 190—193.
— Nahrungsaufnahme 191—193, 642.
— Nahrungserwerb 192.
— Ösophagus 193—197.
— Oxydase 199.
— Peristaltik 213.
— Phagocytose 201.
— Pharynx 191—193.
— Protease 193, 197, 198, 199.
— Regulation (Kalkdrüsen) 197.
— Reserven 203.
— Saugwerkzeuge 192—193.
— Schleimsekrete 193.
Oligochäten, Sekretion des verdauenden Saftes 199.
— Speicheldrüsen 192, 648.
— Trypsin 193, 197.
— Trytophanbildung 199.
— Typhlosolis 198, 200.
— Tyrosinbildung 199.
— Verdauung 198.
— Verdauungsprodukte 199.
— Wanderzellen 203.
Oligochäten als Nahrung 112.
Oliva (Gastropoden) 267.
Olive, Diptera (Mundwerkzeuge) 575—576, 581, 646.
Olividae (Gastropoden) 284.
Olynthus (Schwämme) 101.
Ommastrephidae (Cephalopoden) 365.
Omnivoren, s. auch Partikelfresser.
— Arachnoiden 444.
— Crustaceen 383—384.
— Flagellaten 73.
— Gastropoden 267, 268.
— Infusorien 81, 85.
— Insekten 495—496, 504, 516, 518, 535, 540.
— Oligochäten 191.
— Sarcodinen 45—46.
— Turbellarien 150.
Oncholaimus (Nematoden) 182, 189.
Oneidiidae (Gastropoden) 319, 321.
Oniscus (Crustaceen, Isopoden) 383, 395, 432, 439.
Opalina (Infusorien) 80, 81, 97, 98, 665.
Ophelia (Polychäten) 207, 214, 216.
Ophiactis (Schlangensterne) 246, 247.
Ophioderma (Schlangensterne) 246.
Ophiocoma (Schlangensterne) 246.
Ophioglypha (Schlangensterne) 246.
Ophiotrix (Schlangensterne) 246.
Ophiurioidea, s. Schlangensterne.
Opilio (Phalangiden) 444, 459.
Opilionidea, s. Phalangiden.
Opisthobranchiata (Gastropoden) 114, 267, 268, 269, 275, 285, 286, 295, 297, 314, 316.
Optimum der Reaktion (Verdauung).
— — — Cölenteraten 145.
— — — Infusorien 95.
— — — Sarcodinenvakuole 63.
— — — Schwämme 190.

Orbitelariae (Arachnoidea, Araneiden) 448.
Orbitolithes (Sarcodinen) 56, 60, 67.
Ornithin, Allgemeines 29.
Ornithodoros (Acarina, parasitische) 477, 478, 649.
Orthoptera (die Termiten sind hier angeführt).
— Absorption 616, 617, 623.
— Amylase 548, 552, 594.
— Blinddarm 584, 585, 592, 596, 605, 606, 609, 616, 617, 618, 663.
— Brutpflege 517.
— Cellulase 598.
— Diekdarm, s. Kolon.
— Dünndarm, s. Ileum.
— Einbohren 507, 540.
— Eisen im Enddarm 623.
— Eisenfütterung 309, 612, 616, 617, 618, 622, 623.
— Eiseninjektion in die Leibeshöhle 605, 623.
— Enddarm 552, 616, 618, 619, 621, 622, 623, 624.
— Fangbein 493.
— Farbstoffütterung 552, 589, 615, 616, 617, 618, 622.
— Farbstoffinjektion in die Leibeshöhle 605, 623.
— Fettaufbau 638.
— Fettreserven 632.
— Freßperiode 629.
— Gallenbestandteile 639.
— Glukose 548.
— Holzverdauung 516.
— Hunger 630.
— Ileum 619.
— Invertase 552.
— Kaumagen 553.
— Kolon 619, 620, 621, 623.
— Kot 516, 625, 626.
— Kothülle 541, 551.
— Kropf 541, 551, 651.
— Lebensweise 489.
— Lipase 548, 596.
— Mitteldarm 552, 584, 585, 586, 588, 610.
— Mucin im Speichel 547.
— Mundwerkzeuge 493, **533** bis **536**, 540, 541, 546.
— Nahrung 491, 493, 495, 504, 506, **516—518, 525, 526.**
— Nahrungsaufnahme 539, 541.
— Nahrungserwerb 491, 493, 495, 504, 506, **516—518**, 525, 526.
— Ösophagus 547.
— peritrophische Membran 611, 612.
— Pilzzucht 525.
— Protease 548, 552.
— Reserven 552.
Orthoptera, Sekretion des verdauenden Saftes 600, 601, 602, 604, 609, 623.
— Speicheldrüsen 517, 546, 648.
— Verdauung 551.
— Vorratsnahrung 519.
Oryctes (Coleoptera) 502, 545, 551, 553, 584, 587, 588, 594, 606, 620, 622, 623, 639.
Oscanius (Gastropoden) 286, 289, 292.
Oscarella (Schwämme) 103, 104.
Oscillaria als Nahrung 51, 94.
Osculum, Schwämme 101.
Osmia (Hymenoptera) 563.
Osmose, Allgemeines, im Darm 36.
Ostracoden, s. auch Entomostraken, Crustaceen.
— Aasfresser 383.
— Kaumagen (Proventriculus) 396.
— Mitteldarmdrüse 425.
— Nahrung 383.
Ostracoden als Nahrung 65.
Ostrea (Lamellibranchiaten) 335, 342, 344, 345, 347.
Ottonia (Acarina, freilebende) 480.
Oxydase, s. auch Tyrosinase.
— Allgemeines 30.
— Cölenteraten 145.
— Oligochäten 199.
— Schwämme 109.
Oxyphenylaminopropionsäure 18.
Oxysoma (Nematoden) 182.
Oxytricha als Nahrung 110.
Oxyuris (Nematoden) 177, 178, 179, 180, 182, 184, 185, 186, 188.

P.

Pagurus (Crustaceen, Decapoden) 22, 412, 429.
Pagurus als Wirt 389.
Palämon (Crustaceen, Amphipoden) 410, 422, 427, 429.
Palinurus (Crustaceen, Decapoden) 393, 395, 438, 439, 442.
Palmellen als Nahrung 248.
Palmitinsäure, Chemische Zusammensetzung 16.
Palmitinsäure, Verdauungsprodukt der Decapoden 405.
Palpen, s. Mundwerkzeuge. Cirripedien 392.
Palponen, Cölenteraten **128**, 146.
Paludina (Gastropoden) 325.
Panethsche Zellen 34, 658.
Pankreas, Amylase 32.
— Cephalopoden 33, 363, 365, 368, **369, 371.**
— Cirripedien 406, 425.
— Lipasenbildung 32.
— Maltase 33.
— Protease 28.
Panzer, Crustaceen 441.
Papilio (Lepidoptera) 531.
Paracalanus (Crustaceen) 382, 396.
Paraffin, Absorption 31.
— Emulsion 31.
Paraglossa, s. Mundwerkzeuge.
Paraglykogen.
— Allgemeines 42.
— Infusorien 98.
— Zusammenfassung und Vergleichung 665.
Paraleyonium (Cölenteraten) 137.
Paramäcium (Infusorien) 85, **87**, 91, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 654, 655, 656, 665.
Paramäcium als Nahrung 81, 84, 85.
Paramylum.
— Allgemeines 42.
— Flagellaten 80.
— Infusorien 99.
— Sarcodinen 72.
— Zusammenfassung und Vergleichung 665.
Parasiten, s. auch Nematoden, Cestoden, Raumparasitismus, Trematoden.
— Acarina, parasitische 475 bis 480.
— Allgemeines 22, 33.
— Amphipoden 387.
— Antifermente 178.
— Arachnoidea 443.
— bei Bienen 527.
— Cirripedien 387, 435.
— Copepoden 387, 388.
— Crustaceen 380, 387, 388, 435.
— Decapoden 387.
— Diptera 529, 530—**531.**
— Gastropoden 268—269, 283.
— Hirudineen 216, 217, 225.
— Hymenoptera 529.
— Infusorien 80, 81.
— Insekten 489, 497, **527**—532, 533, 585.
— Isopoden 387.
— Lamellibranchier 337.

Parasiten, Nematoden 176 bis 178.
— Polyehäten 204.
— Sarcodinen 47.
— Schutz gegen proteolytische Fermente des Wirts 178.
— Trematoden 165.
— Turbellarien 151.
Parasitismus, s. Parasiten, Raumparasitismus.
Parotis, Sekretion 25.
Partikelfresser.
— Amphioxus 231, 234.
— Appendicularien 232.
— Aseidien 226.
— Brachiopoden 233.
— Cirripedien 386—387.
— Crustaceen 380, 383, 385, 386, 387—392.
— Cölenteraten 113, 122—124, 127, 131, 133, 134.
— Flagellaten 73, 74.
— Gastropoden 267, 295.
— Haarsterne 247.
— Holothurien 258.
— Infusorien 80, 87.
— Lamellibranchier 330, 332, 336.
— Polyehäten 205.
— Protanthea 123.
— Sarcodinen 45.
— Schwämme 104.
— Tunicaten 226.
— Turbellarien 150.
— Zusammenfassung und Vergleichung 641—643, 648.
Patella (Gastropoden) 268, 277, 278, 279, 320.
Paussiden (Ameisengäste) 522.
Pedipalpen, s. Mundwerkzeuge.
Pedipalpendrüse, Arachnoidea 454.
Peeten (Lamellibranchier) 331, 335, 243, 344, 347.
Pecten als Nahrung 236.
Peetinaria (Polychäten) 216.
Pectuneulus (Lamellibranchier) 344.
Pedieellarien.
— Seeigel 249—250.
— Seesterne 237—238.
Pelagia (Cölenteraten) 122.
Pellicula, Sarcodinen 52, 71.
Pelmatozoa, s. Haarsterne.
Pelodera (Nematoden) 182, 185.
Pelomyxa (Sarcodinen) 55, 65, 67, 69, 72, 73, 654, 665.
Peltogaster (Crustaceen) 389.
Pelzfresser, s. Mallophaga.
Pelzmotte, s. Tinea.
Pemphigus (Hemiptera) 528.
Pendelbewegungen des Darmes, s. auch Peristaltik 41.
Penella (Crustaceen, Copepoden) 388.
Pennatula (Cölenteraten) 137.
Pentatoma (Insekten) 502.
Pentosan, Allgemeines 15.
— Gastropoden (Kropf) 297.
— im Holz 22, 505, 595, 628,
Pentosen, Allgemeines 11, 15.
— Gastropoden 299, 300.
— — (Speichel) 278.
— — (Reserve) 324.
Pentosesäure, Gastropoden 297—299, 300, 303, 324, 380.
Pepsin, Allgemeines 28.
— Araneiden 463.
— Cephalopoden 366.
— Crustaceen 403, 404.
— Gastropoden 301.
— Infusorien 93, 94.
— Insekten 590.
— Nematoden 185.
— Schwämme 109.
— bei Wirbellosen, Zusammenfassung und Vergleichung 655, 668.
— Zusammenfassung und Vergleichung 654—655.
Pepsin-Pepton, Cephalopoden, Absorption 376.
Pepsin-Salzsäure, löst Blase der Cystieerken 178.
Pepsinverdauung, siehe Pepsin.
— des Horns 505.
Peptolyse, s. Protease und Erepsin.
Pepton, Bildung (Allgemeines) 28.
— Cephalopoden (Verdauungsprodukt) 366, 376.
— Bildung durch Cölenteraten 145.
— im Bienenbrot 512.
— Decapoden (Verdauungsprodukt) 403.
— Gastropoden 293.
— — (Speichel) 286.
— Hirudineen (im Speichel) 220.
— Hymenoptera 512, 563, 649.
— Insekten 591.
— Nematoden 185.
— Schwämme, Bildung 109.
— Säugetiere, resorbiert 41.
— Seesterne, Bildung 242.
Pepton als Nahrung 495.
Peranema (Flagellaten) 78.
Peribranchialraum, Ascidien 226.
Periehäta (Oligoehäten) 190.
Peridinum (Flagellaten) 381.
Peridinum als Nahrung 382.
Peripatus 659.
Periplaneta (Orthoptera) 309, 495, 533, 534, 540, 545, 547, 552, 554, 556, 584, 586, 588, 589, 590, 591, 592, 594, 596, 600, 602, 604, 605, 609, 616, 617, 618, 619, 620, 621, 629, 632, 639, 652, 663.
Peristaltik (auch Darmmuskulatur), siehe auch Darmbewegung, Pharynx.
— Acarina, parasitische 480.
— Arachnoidea 469—470.
— Araneiden 459, 470.
— Cephalopoden (Magen) 365 (Darm) 376—377.
— Crustaceen (Mitteldarmdrüse) 432, 433, 434.
— — (Ösophagus) 392, 412.
— Diptera 577.
— Gastropoden 295, 310 314.
— Holothurien 260.
— Hymenoptera 566.
— Insekten 550, 555, 566, 577, 619, 622.
— Lamellibranchier 375.
— Myriapoden 485.
— Nematoden 187—188.
— Oligochäten 213.
— Polychäten 213.
— Säugetierdarm 25, 40, 41.
— Turbellarien 159, 164.
Peristomtasche, Infusorien 90.
Peritrophisehe Membran, s. Membran, peritrophische.
Petrunculus als Nahrung 360.
Pettenkofers Reaktion, s. Gallensäuren.
— in der Galle 43.
Pfeil, dreizackiger 338, 342.
Pferd als Wirt 177, 531.
Pferdeserum, Nährboden für Cestoden 171.
Pflanzen als Nahrung (einzelne Pflanzen oder Pflanzenteile sind im Register nicht angeführt). S. auch Pflanzenfresser. 150, 176, 177, 190, 193, 248, 257, 267, 299, 330, 383, 384, 489, 496, 518.
Pflanzenfett, im Blatt 496.
Pflanzenfresser, s. auch Pflanzen als Nahrung.
Pflanzenfresser, s. auch Pflanzen als Nahrung und Partikelfresser.
— Acarina, freilebende 480.
— Arachnoidea 443.

Pflanzenfresser, Crustaeeen 382, 383, 384.
— Gastropoden 267, 268.
— Insekten 489, 496—502, 503—505, 507, 509—512, 516, 517, 518, 520, 524—525, 526, 537—539, 551.
— Lamellibranehier 330.
— Myriapoden 484.
— Nematoden 176.
— Oligoehäten 190—191.
— Polyehäten 204.
— Seeigel 248, 249, 250.
Pflanzenläuse (Hemiptera) s. Aphiden.
Phäodellen, Sareodinen 65, 66, 342, 643.
Phäodium, Sareodinen 65.
Phagoeata (Turbellarien) 155.
Phagoeyten, s. Phagoeytose.
Phagoeytose, siehe aueh Nahrungsaufnahme der Protozoengruppen.
— Aearina, freilebende 482.
— — parasitisehe 479.
— Allgemeines 34, 656.
— Cölenteraten 124, 125—131, 137–141, 142, 144—145, 148, 657.
— Crustaeeen (Amöboeyten) 435.
— Gastropoden 305, 317—318, 328, 656, 657.
— Hirudineen 224.
— Lamellibranehier 343—345.
— Nemertinen 174.
— Oligoehäten 201.
— Plathelminthes 149.
— Polyehäten 212.
— Schwämme 77, 107—108, 656.
— Trematoden 168, 169.
— Turbellarien 149, 157–159. 161—164, 657.
— Zusammenfassung und Vergleiehung 642, 655, 656—658, 660.
Phalangiden, s. aueh Araehnoidea.
— Absorption 468.
— After 471.
— Amylase 464.
— Blinddarm 459, 465, 469.
— Enddarm 470.
— Fettkörper 473.
— Fettreserven 472—473.
— Kauladen 444.
— Kot 470.
— Kothülle 471.
— Lab 463.
— Lipase 464.
— Malpighisehe Gefäße 470.
— Mitteldarm 459.
— Mitteldarmdrüse 459.
Phalangiden, Mundwerkzeuge 444.
— Nahrung 444.
— Nahrungserwerb 444.
— Ösophagus 457.
— Pedipalpen 444.
— Pharynx 457.
— Protease 462.
— Reserven 472.
— Sekretion des verdauenden Saftes 465.
— Verdauung 462.
— Vorderdarm 457.
Phalangium (Araehnoidea) 444, 459, 464.
Phallusia (Aseidien) 228.
Phaneroptera (Orthoptera) 586.
Pharyngealdrüsen, s. Speieheldrüsen.
Pharyngealtasehe, Trematoden 167.
Pharynx, s. aueh Cytopharynx.
— Aearina, parasitische 478 bis 479.
— Araehnoidea 457—459.
— Araneiden 457, 458.
— Cephalopoden 352—355, 357, 362.
— Diptera 544, 576.
— Gastropoden 266, 272—275, 279, 292.
— — Fleisehfresser 281, 283.
— Hirudineen 218.
— Hymenoptera 566.
— Insekten 533, 544, 550, 560, 566, 572, 576, 582.
— Myriapoden 480–481, 485.
— Oligochäten 191—193.
— Phalangiden 457.
— Polyehäten 205—206.
— Säugetiere 25.
— Seesterne 239.
— Skorpionina 457.
— Trematoden 167—168, 647.
— Turbellarien 154—156, 164.
— Zusammenfassung und Vergleiehung 644–645, 647.
Pharynxdrüse, siehe aueh Speieheldrüsen.
— Araehnoidea 454, 455.
— Turbellarien 156.
Pharynxklappe, Diptera 577, 580.
Phasmiden (Orthoptera) 530, 546.
Phellia, Symbiose mit Krebsen 390.
Philaenus (Hemiptera) 628.
Philiehthys (Crustaeeen) 388.
Philopterus (Insekten) 506.
Philotarsus (Insekten) 540.
Phloridzin, Verdauung: — dureh Deeapoden 405.
Phloridzin, Verdauung dureh Nematoden 186.
Pholas (Lamellibranehiata) 331, 333, 335, 337.
Pholeus (Araehnoiden) 456.
Phosphate, Decapoden (Verdauungssaft) 403.
— Gastropoden (Verdauungssaft) 297.
— Insekten (Verdauungssaft) 589—590.
Phosphor, Crustaeeen (Mitteldarmdrüse) 442.
— Cephalopoden (in d. Leber) 378.
Phosphorsäure, Insekten 510, 590, 637.
— in der Radula der Gastropoden 275.
— im Honig 510.
— Insekten 590.
Phosphorsaures Eisenoxyd, Gastropoden 326.
Phreoryetes (Oligoehäten) 203.
Phronima (Crustaceen) 385, 386.
Phryganiden (Neuroptera) 489.
Phyeis (Lepidopteren) 527.
Phyllirrhoë (Cölenteraten) 114.
Phyllium (Orthopteren) 546.
Phylloerythrin, in der Galle der Wiederkäuer 44.
Phyllognathus (Coleopteren) 620, 622.
Phyllophorus als Nahrung 288.
Phyllopoda, s. aueh Entomostraken. Crustaeeen.
— Nahrung 383.
— Nahrungsaufnahme 392.
— Sekretion des verdauenden Saftes 406, 407.
— Speieheldrüsen 394.
Ptyalin, Maltosebildung (Allgemeines) 24.
Phylloxera (Hemiptera) 502, 528, 531.
Phymatodes (Coleopteren) 595.
Physalia (Cölenteraten) 117.
Physik, der Umfließung 49.
Physophore (Cölenteraten) 121.
Physiologie, vergleiehende, Aufgabe 4.
Phytomyza (Dipteren) 635.
Phytoptiden (Crustaeeen) 443.
Pieris, (Lepidoptera) 497, 571, 589, 593, 594, 596, 599, 620, 626.
Pigmente, s. Farbstoffe.
Pilze als Nahrung 176.

Pilzgärten, s. Pilzzüchtung.
Pilzzüchtung.
— Formiciden 522.
— Termiten 525.
Pinna (Lamellibranchiaten) 331.
Pinnaxodes (Crustaceen) 387.
Pinnulae, Haarsterne 247.
Pisa (Crustaceen) 395, 429.
Pisces als Nahrung 113, 150, 236, 238, 257, 268, 289, 295, 350, 365, 384, 489.
Pisces als Wirt 388 (s. auch einzelne Species).
Piscicola (Hirudineen) 217, 224.
Placocephalus (Turbellarien) 150.
Planarien (Turbellarien) 152, 153, 156, 161, 162, 164.
Plankton 380—382, 385.
Plankton als Nahrung 113, 381—382, 385.
Planocera (Turbellarien) 154, 158.
Planorbis (Gastropoden) 268, 325.
Plasma, Sarcodinen 47, 61, 69.
Plasmaströmungen, Sarcodinen 71.
Plasmazellen des Bindegewebes, s. Leydigsche Zellen.
Plasmodien, s. auch Verschmelzen.
— Cölenteraten 128, 131, 141.
— Sarcodinen 47.
— Turbellarien 162.
Plasmon, Cephalopoden, Absorption 376.
Plastine, Auffassung ihrer Zusammensetzung 20.
Plathelminthes (Näheres bei Turbellarien, Trematoden, Cestoden).
— Absorpta 663.
— Darm 661.
Plattwürmer, s. Plathelminthes.
Pleurembolischer Rüssel, Gastropoden 280.
Pleurobranchaea (Gastropoden) 286, 291, 292, 293, 294, 304, 649.
Pleurobranchium (Gastropoden) 287, 288.
Pleurobranchus (Gastropoden) 286.
Plumularia (Cölenteraten) 125, 126.
Pluszucker, s. Raffinose.
Pneumiora (Orthopteren) 540.
Pollen, Nahrung der Bienen 510—512, 563, 564, 569, 570, 649.
— Chemie des 512.
Podocerinen (Crustaceen) 386.
Pollicipes (Crustaceen) 394, 404.
Polistes (Hymenoptera) 509.
Polycarpa als Wirt 269.
Polychäten.
— Absorpta 214—216.
— Absorption 210—213.
— After 214.
— Ampulle der Cöka 211.
— Amylase 207, 208.
— Anticoagulin 204, 207, 649.
— Assimilate 216.
— Blinddarm 208, 210.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 214, 215.
— Bohrwerkzeuge 204.
— Carminfütterung 210, 213, 214.
— Cilien (Darm) 204, 212.
— Chitinkiefer 205, 206.
— Chloragogenzellen 216.
— Cökum 203, 210—214.
— Cymogen 209.
— Darm 216.
— Darmbewegung 213.
— Drüsen 204, 206, 207.
— Einbohren 193.
— Eisenfütterung 210—213, 214.
— Enddarm 207.
— Exkretstoffe 209, 216.
— Farbstoffe 216.
— Farbstoffütterung 210, 211, 212, 213.
— Fermentzellen 208, 216.
— Fettabsorption 210, 213.
— Fett als Reserve 216.
— Filter 211.
— Giftdrüsen 206, 647, 650.
— Glykogen als Reserve 216.
— Greifwerkzeuge 204—206.
— Guanin (Chloragogenkörner) 216.
— Hämolymphe 215.
— Haftwerkzeuge 204.
— Harndarm 216.
— Kaumagenfunktion des Pharynx 206, 208.
— Kiefer 205, 206.
— Kopfkiemen 204.
— Kot 213.
— Kothülle 208, 214.
— Lebensweise 204—207.
— Lipase 207, 208, 209.
— Mitteldarm 207—216.
— Mitteldarmdrüse 207, 208, 209, 210—213.
— Mitteldarmzellen 215.
— Nahrung 204.
Polychäten.
— Nahrungsaufnahme 205—207, 644.
— Nebendarm 207.
— Ösophagus 206, 216.
— Parasiten 204.
— Peristaltik 213.
— Phagocytose 212.
— Pharynx 205—206.
— Protease 207, 208.
— Räuber 204.
— Reserven 216.
— Rüssel 204, 205, 206.
— Saugwerkzeuge 204.
— Schleimsekretion 204.
— Sedentaria 204.
— Sekretion des verdauenden Saftes 208—209, 216.
— Sinnesorgane 206.
— Speicheldrüsen 207, 647, 650.
— Stilette 204, 646.
— Trypsin 207.
— Typhlosolis 207.
— Verdauung 207.
— Zähne 206.
Polychäten als Wirte 388.
Polycladen, s. auch Turbellarien.
— Darmmuskulatur 164.
— Kot 164.
— Nahrung 150.
— Verdauung 159.
Polycliniden (Ascidien) 230.
Polycyttarien (Sarcodinen) 46.
Polydectus (Crustaceen) 390.
Polydesmus (Myriapoden, Diplopoden) 484.
Polyergus (Hymenoptera) 519, 539.
Polyhexosen, Gastropoden (Verdauung) 299.
Polymastigoda (Flagellaten) 78.
Polypeptide, bei der Eiweißsynthese 18.
— Nematoden 185.
— bei der Trypsinwirkung 29.
Polyphylla (Coleoptera) 597.
Polysaccharide, s. auch Stärke, Cellulose, Cellulosereserven usw.
— Allgemeines 12.
Polystomum (Turbellarien) 165.
Polystyelliden (Ascidien) 230.
Polyxenus (Myriapoden, Diplopoden) 484.
Polyzoniden (Myriapoden, Diplopoden) 484.
Pompilidae (Hymenoptera) 507.

Pompilus (Hymenoptera) 508.
Ponerinen (Hymenoptera) 519.
Pontia, s. Pieris.
Populin, Verdauung durch Decapoden 405.
Porcellio (Crustaceen, Isopoden) 383, 404, 411, 433.
Poriferen, s Schwämme.
Porpita (Cölenteraten) 128.
Porpita als Wirt 269.
Portunus (Crustaceen, Decapoden) 427, 429.
Potamobius, s. Astacus.
Praya (Cölenteraten) 125, 128.
Presse, s. Filter.
Proboscidier als Wirte 531.
Procerodes (Turbellarien) 150, 164.
Procrustes (Coleoptera) 541.
Profermente, s. Zymogen, die Fermente.
— Allgemeines 30.
Proglottiden.
— Cestoden 170.
Proporus (Turbellarien) 159.
Proprotease, Gastropoden 302.
Prorodon (Infusorien) 83.
Prosobranchiaten (Gastropoden) 268, 274, **279**, 282, 286, **291**, 295, 300, 319.
Prosthiostomum (Turbellarien) 154.
Protamine, Verdauung von (Allgemeines) 29.
Protanthea (Cölenteraten) 123, 642.
Protease, s. auch Arginase Erepsin, Lab, Nuclease, Pepsin, Trypsin.
— Allgemeine Zusammenstellung 27, 28, 30.
— Arachnoidea 454, 456, 462—463, 465.
— Araneiden 454, 456, 463.
— Ascidien 230.
— Brachiopoden 235.
— Cephalopoden 360, 361, 362, 366—367, 369, 372, 646.
— Cestoden 171, 172.
— Cölenteraten (extrazellulär) 140—145, (intrazellulär) 144—145, 156, 157.
— Coleoptera 454, 542, 543, 590—592, 597.
— Crustaceen 403—404.
— — (Amöbocyten) 435.
— Decapoden (Magen) 403.
— Diptera 542, 578, 590.
— Echinorhynchus 175.
— Flagellaten 79.
— Gastropoden (Speichel) 278.
Protease, Gastropoden (Fleischfresser): Speichel 285, 291, 648.
— — (Verdauungssaft) 300—305, 318, 646, 655—656.
— in Geweben (Allgemeines) 30.
— Hirudineen 224.
— Holothurien 260.
— Hymenoptera 512, 563, 564, 649.
— Infusorien 94, 95.
— Insekten 542—544, 545, 548, 552, 564, 578, 590—592, 597.
— Lamellibranchier 341, 342, 656.
— Myriapoden 487.
— Nematoden 185.
— Oligochäten 193, 197, **198**, 199.
— Orthoptera 548, 552.
— Phalangiden 462.
— Polychäten 207, 208.
— Sarcodinen 61—66.
— Schwämme 109, 654.
— Seeigel 253, 254.
— Seesterne 242, 243.
— Skorpionina 462.
— Trematoden 169, 170.
— Tunicaten 230.
— Turbellarien 162.
— Zusammenfassung und Vergleichung 645—646, 648, 653, 654—656.
Proteide, s. auch Glykoproteide, Mucin, Hämoglobin, Nukleoproteide.
— Entstehung 19.
Protein, s. auch Eiweiß.
— (Roh-), in Maulbeerblättern 496.
Proteinkristalloide, s. Eiweißreserven.
— Sarcodinen 73.
Proteolyse, s. Protease.
Prothrombin (bei Blutgerinnungshemmung durch Hirudineen) 221.
Protobranchiaten (Lamellibranchiaten) 332.
Protobranchien 336.
Protococcus als Nahrung 113.
Protomonadinen (Sarcodinen) 74.
Protomyxa (Sarcodinen) 53.
Protozoen, s. vor allem Sarcodinen, Flagellaten, Infusorien. (Hier nur Allgemeines.)
— Nahrung 45.
— Nahrungsaufnahme 642, 643, 645, 646.
— Reserven 42, 665.
Protozoen, Sekretion des verdauenden Saftes 34, 35.
— Strudler 642.
Protozoen (allgemein) als Nahrung 73, 80, 81.
Proventriculus, s. auch Kaumagen.
s. Kropf.
— Dipteren 579, 612.
— Insekten 533, 579, 612.
— Ostracoden 396.
Prozessionsspinner, s. Thammatopoea.
Pseudocalanus (Crustaceen) 382, 396, 406, 424.
Pseudogynen bei Ameisen 522.
Pseudomyrmex (Hymenopteren) 501.
Pseudoneuroptera, s. Orthopteren.
Pseudopodien, s. Phagocytose und Nahrungsaufnahme der Sarcodinen und Flagellaten.
Pseudoskorpione, s. Arachnoidea.
Psychische Vorgänge bei Sekretion 35.
Psocus (Orthoptera) 540.
Pteropoden (Gastropoden) 267, 295, 642.
Pterostichus (Insekten, Coleoptera) 541, 544, 644.
Ptyalin, s. auch Amylase.
— im Säugetierspeichel 32.
Ptychoptera (Diptera) 586, 600, 602, 603, 604, 608, 609, 611, 613, 614, 619, 622, 624, 632, 633, 659.
Pulmonaten (Gastropoden), s. auch Landpulmonaten, Helix, Arion usw. 267, **274**, 279, 298, **301**, 303, **304**, **306**, 318, 319, 321, 396, 648, 655, 660.
Pumpapparate, s. Saugwerkzeuge.
Purpura (Gastropoden) 267, 280, 289.
Purpurdrüse, Gastropoden 295.
Purpuridae (Gastropoden) 284.
Pylorus.
— Lamellibranchier 337.
— Malacostraken 397, 410, 412—424, 433.
— Säugetiere 29, 556, 651.
— Siphonophoren 127.
Pylorusblindsack, Ascidien 230.
— Tunicaten 230.
Pylorusdrüse, Ascidien 230, 231.
— Tunicaten 230.

Pyralidae (Lepidopteren) 500, 507, 527.
Pyrenoide, Flagellaten 80.
Pyrosoma (Ascidien) 226.
Pyrosoma als Nahrung 386.
Pyrrhocoris (Hemiptera) 581, 590.

Q.

Quaddel, des Mückenstiches 577, 578.
Quallen, s. Cölenteraten.
Quallen als Nahrung 257.
Quercitrin, Verdauung durch Decapoden 405.
— Verdauung durch Nematoden 186.

R.

Radiolarien (Sarcodinen) 46, 57, 61, 65, 69, 71, 72, 643, 665.
Radiolarien als Nahrung 257.
Radialblinddärme, Seesterne 242, 254, 255.
Radspinnen, s. auch Araneidae 448.
Radula, Cephalopoden 352, 353—355.
— Gastropoden (allgemein) 266.
— — Chemie der Radula 275.
— — (Fleischfresser) 279—280, 281, 283, 285, 289, 294.
— — (Pflanzenfresser) 272, 275, 295.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 645.
Räuber, s. Fleischfresser.
Raffinase, Bildung von Melibiose u. Fruktose 34.
— Arthropoden (Allgemeines) 34.
— Crustaceen 405.
— Decapoden 405.
— Diptera 595.
— Gastropoden 299.
— Insekten 595.
— Lepidoptera 595.
Raffinose, Chemische Zusammensetzung 12.
Raffinoseverdauung, s. Raffinase.
Rana als Nahrung 450.
— als Wirt 176.
Ranatra (Hemiptera) 548, 624, 648.
Ranella (Gastropoden) 281, 292.
Rankenfüßer, s. Cirripedien.
Raphidium als Nahrung 75.
Raubanneliden, s. Polychäten.
Raumparasitismus, s. auch Parasiten.
— Cirripedien 387.
— Lamellibranchier 332.
Raupen, s. Lepidoptera.
Raupen als Nahrung 490, 508.
Raupen als Wirt 529.
Reaktion, vor allem des verdauenden Saftes und des Speichels. Saure Reaktion als Indikator für Fettverdauung s. unter Lipase.
— Allgemeines 20, 29, 30, 32.
— Araehnoidea 451, 454, 462, 463.
— Cephalopoden 357, 361, 365, 366, 367.
— Cölenteraten 144, 145.
— Coleoptera 550, 551, 588—591, 621.
— Crustaceen 402—403, 404.
— Dipteren 589.
— Entomostraken 404.
— Gastropoden, (Pflanzenfresser) 276, 278, 296—298, 299, 301, 303, 304, 317.
— — (Fleischfresser) 285, 286—294.
— Hirudineen 223, 224.
— Holothurien 260.
— Hymenoptera 512, 515, 563, 564.
— Infusorien 85, 93—94, 95, 96, 97.
— Insekten 515, 547, 549, 550, 551, 552, 588—591, 621.
— Lamellibranchier 342, 344.
— Lepidoptera 549, 589.
— Malaeostraken 402—403, 404.
— Myriapoden 483, 485, 487.
— Nematoden 185.
— Oligochäten 197, 198.
— Orthoptera 547, 552, 588.
— Phalangiden 462, 470.
— Polychäten 207.
— Sarcodinen 61—62, 63, 64.
— Schwämme 109.
— Seeigel 254.
— Seesterne 242, 243.
— Skorpionina 445, 462.
— Turbellarien 162.
— Zusammenfassung und Vergleichung 654—655.
Reblaus, s. Phylloxera.
Rectaldrüsen, s. Rectum.
Rectalcöka, s. Enddarmcöka, Blinddarm.
Rectaldivertikel s. Enddarmdivertikel und Blinddarm.
Rectum, s. auch Enddarm.
— Hirudineen 224.
— Insekten 624, 626.
Reduktionserscheinungen bei Hunger, s. Hungererscheinungen.
Reflektorische Regelung der Magensekretion 24, 373.
Regenwurm, s. Lumbricus.
Regeneration von Epithel, Insekten (Darm) 602, 607.
Regulation (s. auch reflektorische Regelung), als Zeichen höherer Entwicklung 6.
— Oligochäten (Kalkdrüsen) 197.
Reizborsten, s. Trichome 521.
Reniera (Schwämme) 109.
Reservea mylum s. Amylumreserve.
Reservecellulose, s. Cellulosereserve.
Reserveeiweiß, s. Eiweißreserve.
Reservefett, s. Fettreserve.
Reserveglykogen, siehe Glykogenreserve.
Reserven, s. auch die einzelnen Reservestoffe.
— Acarina, freilebende 482.
— — parasitische 480.
— Allgemeines, Säugetiere 42, 644.
— Araehnoidea 465, 466, 467, 472, 473, 475.
— Ascidien 231.
— Cephalopoden 377—378.
— Cestoden 174.
— Cölenteraten 147.
— Coleoptera 632—633.
— Crustaceen 437.
— Diptera 632, 633, 635.
— Flagellaten 80.
— Gastropoden 321—328, 664.
— Hirudineen 225.
— Holothurien 265, 266.
— Hymenoptera 632, 633, 634, 636.
— Infusorien 98.
— Insekten 552, 632—636.
— Lamellibranchier 347.
— Lepidoptera 633.
— Myriapoden 488.
— Nematoden 185, 188.
— Oligochäten 203.
— Orthopteren 552.
— Phalangiden 472.

Reserven, Polychäten 216.
— Säugetiere 44.
— Sarcodinen 72.
— Schlangensterne 247.
— Schwämme 110.
— Seeigel 256.
— Seesterne 245—246.
— Skorpionina 466, 472, 473 bis 474.
— Trematoden 170.
— Tunicaten 231.
— Turbellarien 163, 164.
— Zusammenfassung und Vergleichung 663—665.
Reservoir des Ösophagus, s. Ösophagus.
Residualdextrine 32.
Resorption, s. Absorption.
Resorptionszellen, s. Absorptionszellen.
Retitelariae (Arachnoiden) 448, 449.
Retropharyngealdrüse, Ascidien 230.
Reuse, s. auch Kaumagen.
— Acarina, freilebende 481.
— Decapoden 397, 422, 423.
— Diptera 544, 568.
— Infusorien 82.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 663.
Rhabditen, Turbellarien 152.
Rhabditis (Nematoden) 176, 180.
Rhabdoeöla, s. auch Turbellarien.
— Nahrung 150.
— Phagocytose 161.
— Verdauung 159.
Rhachiglossa (Gastropoden) 267, 280, 283, 284.
Rhamnose, Gastropoden 297.
Rhamnosan, Gastropoden 300.
Rhipidoglossen (Gastropoden) 268, 278, 294, 319.
Rhizocephaliden (Crustaecen) Nahrungserwerb 388 bis 390.
Rhizopoden (Sarcodinen), s. auch Amöba, Foraminiferen, Radiolarien, 32, 58, 71.
Rhizostoma (Cölenteraten) 113, 122, 123, 133, 641.
Rhopalonema (Cölenteraten) 130.
Rhozites, Pilz d. Ameisenpilzgärten 524.
Rhyncholophus (Acarina, freilebende) 481, 656.
Rhynchonella (Brachiopoden) 234.
Rinderbiesfliege (Diptera) 531.
Ringelwürmer, s. Anneliden.
Rippenquallen, s. Ctenophoren.
Röhrenspinnen 448, 449.
Rohrzucker.
— Absorption, Holothurien 264.
— Allgemeines 11, 12.
— im Honig 510.
— Oligochäten 199.
— im Pollen 512.
— Zerlegung 33.
Rohrzucker als Nahrung 513.
Rossia 364.
Rostellum, Cestoden 171.
Rostrum, Gastropoden 280.
Rotatorien, Darm der Männchen 175.
— Nahrungsaufnahme 642.
— Verdauung 651.
Rotatorien als Nahrung 46, 70, 85, 137, 150.
Rotiferen, s. Rotatorien.
Rübenmüdigkeit, Ursache der 176.
Rückenschwimmer, s. Notonectidae.
Rüssel, s. auch Mundwerkzeuge, Saugwerkzeuge, Mundbewaffnung.
— Acarina, parasitische 476.
— Gastropoden (Fleischfresser) 280—283, 284.
— Hirudineen 218.
— Nemertinen 174.
— Polychäten 204, 205, 206.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 646.
Ruhestadium (Darmepithel), s. Absorption und Absorptionsstadium.

S.

Saccharase, s. Invertase.
Saccharobiosen, s. auch Rohrzucker u. Disaccharide.
— Allgemeines 11.
Saccharose, siehe Rohrzucker.
Saeculina (Crustaecen) 388.
Säugetiere, Absorpta 41.
— Absorption 38—39.
— Amylase 24.
— Antifermente 178.
— Bilirubin 43.
— Biliverdin 43.
— Darm 23.
— Drüsen 34.
— Dünndarm (Allgemeines) 32.
Säugetiere, Eiweiß 43.
— Enddarm 39.
— Enterokinase 362.
— Exkretion 40.
— Fermente 27—34.
— Fermentdrüsen 34.
— Galle 43.
— Gallenfarbstoffe 43—44.
— Glukose, Dünndarmmaltase 24.
— Hämoglobin 44.
— Kot 39.
— Leber 42—45, 665—668.
— Magen 25.
— Maltase 33.
— Mitteldarm 25.
— Mund 24.
— Nahrung 11—23.
— Ösophagus 25.
— Peristaltik 25, 40, 41.
— Pylorus 29, 556, 651.
— Reserven 44.
— Schleimsekretion 24.
— Sekretion des verdauenden Saftes 24.
— Speicheldrüsen 24—25, 32—33, 34, 35.
— Vorderdarm 25.
— Zähne 24.
Säugetiere als Wirte 166.
Säure als Reaktion, siehe Reaktion.
Säuren, freie. Vergleiche auch Asparaginsäure, Buttersäure, Ameisensäure, Kohlensäure, Salzsäure, Schwefelsäure, Milchsäure, Pentosesäure.
— Cölenteraten 144.
— Gastropoden (Fleischfresser) 285—294, 649.
— — (Pflanzenfresser) 297—298, 300, 303, 304, 324.
— Holothurien 260.
— Infusorien 93—94.
— Sarcodinen 62.
— Schwämme 109.
Säuredrüsen, Gastropoden 291.
Säurefuchsin, Gastropoden 318.
Säureschnecken (Gastropoden) 285 ff.
Saftabscheidung, s. Sekretion.
Sagartia (Cölenteraten) 22, 124, 140, 142, 390, 642.
Sagitta als Nahrung 113.
Sagittocysten, s. Nesselzellen.
Salamandra (Gift) 361.
Salicin, Verdauung durch Bombyx 595.
— — durch Cephalopoden 368.
— — durch Decapoden 405.

Salicin, Verdauung durch Gastropoden (Speichel) 278.
— — durch Nematoden 186.
Salpa, (Tunicaten) 230.
Salpen, s. Tunicaten.
Salpen als Wirte 388.
Salpingoeca (Flagellaten) 77, 79.
Salz, s. auch Kochsalz.
Salze, als tierische Nahrungsstoffe 20.
— gallensaure, siehe Gallenbestandteile.
Salzsäure, Gastropoden, (Speichel) 286—287, 649.
— Wirbeltiermagen 28, 293.
Sand als Nahrung 193, 248, 257.
Sandfloh 530, 585.
Sandlaufkäfer, s. Cicindela.
Sapphirina (Copepoden Crustaceen) 388.
Sarcodictyum, Sarcodinen 57, 65.
Sarcodinen, Absorpta 71.
— Absorption 70.
— Agglutination 54.
— Amylase 66.
— Außenverdauung 53.
— Axopodien 55, 57, 58.
— Bakteriolysine 55.
— Bewegung 47.
— Cellulase 53, 67, 68.
— Chemotaxis 60.
— Chlorophyllverdauung 65.
— Coniferin (Verdauung) 69.
— Cytostoma 45.
— Degeneration 60.
— Detritusfresser 45.
— Einbohren 52.
— Eiweiß als Reserve 72—73.
— Eiweißverdauung 61.
— Ernährung 45, 46.
— Farbstoffütterung 59, 62.
— Fermente 61—69.
— Fett als Reserve 72.
— Fettverdauung 69.
— Gallerte 65, 66.
— Gift 49, 55, 65.
— Glanzkörper 72.
— Globulinbildung 65.
— Glykogenbildung 67, 69, 72.
— Glykogen als Reserve 69, 72.
— Glykosidverdauung 69.
— Greifwerkzeuge 47—52, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 69.
— Haftwerkzeuge 47.
— Hungererscheinungen 72, 73.
— Invagination 51, 52.
— Klebsekret 48, 49, 55, 57, 58.
— Körnchenströmung 55, 57.
— Kohlehydratverdauung 66.
— Kot 70.
Sarcodinen, Kothülle 71.
— Lebensweise 45, 47—60.
— Leucin 64, 72.
— Lipase 69.
— Lobopodien 47.
— Melaninkörner 47.
— Nahrung 45, 47—52.
— Nahrungsaufnahme 45, 47—60, 643.
— Nahrungsbewegung 56.
— Nahrungsfang 47—60.
— Nahrungswahl 58—60.
— Öl als Reserve 72.
— Optimum der Reaktion (Protease) 63.
— Paramylum 72.
— Parasiten 47.
— Pellicula 52, 71.
— Phäodellen 65, 66, 342, 643.
— Phäodium 65.
— Plasma 47, 61, 69.
— Plasmaströmungen 71.
— Plasmodien 53.
— Protease, tryptische 61—66.
— Proteinkrystalloide 73.
— Pseudopodien 55—58.
— Reaktion der Vakuole 61 bis 62, 63, 64.
— Reserven 72.
— Säuren, freie 62.
— Sareodictyum 57, 65.
— Sekretion des verdauenden Saftes 61, 69.
— Stercome 71.
— Symbiose mit Algen 46.
— tryptische Protease 63.
— Tryptophan (Verdauungsprodukt) 64.
— Tyrosin (Verdauungsprodukt) 64.
— Vakuole 61—69, 70, 71, 73.
— Verdauung 61—63.
— Verdauungsort 69.
— Verschmelzen zur Nahrungsaufnahme 53.
— Zellafter 45.
— Zellmund 45.
— Zirkumfluenz 48, 54.
— Zirkumvallation 48.
— Zymogene 69.
Sarcophaga (Diptera) 530, 594, 612.
Sarcopsylla (Diptera) 530, 585.
Sarsia (Cölenteraten) 131.
Saugakt, s. Saugwerkzeuge.
Sauger, s. auch Saugwerkzeuge.
— Acarina, freilebende 480.
— — parasitische 478.
— Diptera 579—580.
— Gastropoden 275, 285.
— Hemiptera 582.
— Hirudineen 219.
Sauger, Infusorien 80, 90.
— Insekten 502, 533, 579—580, 582.
— Nematoden 182, 647.
— Oligochäten 192—193.
— Suctorien 80, 90.
— Trematoden 167.
— Turbellarien 155.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 646.
Saugfüße, Seeigel 249.
— Seesterne 236.
Sauginfusorien, s. Suctorien.
Saugmagen, s. auch Honigmagen, Saugwerkzeuge.
— Acarina, freilebende 480.
— Araehnoidea 457—459.
— Araneiden 457—459.
Saugnäpfe, s. auch Saugwerkzeuge.
— Cestoden 171.
— Hirudineen 217, 219.
— Trematoden 165, 166.
Saugpharynx, s. Saugwerkzeuge.
Saugpumpe, s. Saugwerkzeuge.
Saugröhren, s. Mundwerkzeuge, und Saugwerkzeuge.
Saugrüssel, s. Mundwerkzeuge und Saugwerkzeuge.
Saugwerkzeuge, s. auch Saugnäpfe, Sauger.
— Acarina, freilebende 480—481.
— — parasitische 476—477, 478—479.
— Arachnoiden 446, 453—454, 457—459, 470.
— Araneiden, s. Arachnoiden.
— Cephalopoden 352.
— Cestoden 171.
— Copepoden 387.
— Crustaceen 387—388, 389—390.
— Diptera 579—580.
— Hemiptera 582.
— Hirudineen 217, 218—219, 222.
— Holothurien 257.
— Infusorien 80, 90, 91.
— Insekten 502, 533, 543—544, 558—561, 562, 571—576, 577, 580—582.
— Nematoden 179—180, 182, 647.
— Oligochäten 192—193.
— Polychäten 204.
— Seeigel 247, 249.
— Seesterne 236—237, 238, 240.
— Suctorien 90.
— Trematoden 165, 166, 167—168.
— Turbellarien 155, 165.

Saugwerkzeuge, Zusammenfassung und Vergleichung 646, 647
Saugwürmer, s. Trematoden.
Saumquallen (Cölenteraten) 120, 130.
Saure Reaktion, siehe Reaktion.
Scalariidae (Gastropoden) 280.
Scarabaeus (Coleoptera) 502.
Schabe, s. Periplaneta.
Schaft, s. Mundwerkzeuge.
Schale, Gastropoden (Chemie) 326, 329.
Scheide, s. Mundwerkzeuge.
Schellack 502.
Schiffswerftkäfer, s. Lymexylon.
Schildläuse, s. Cocciden.
Schizoneura (Hemiptera) 527, 627.
Schizopoden, s. Crustaceen, Malacostraken, Mysis.
Schlamm als Nahrung 204.
Schlangensterne.
— Absorption 246.
— After 246, 247.
— Arme 246.
— Blinddarm 246.
— Eiweiß als Reserve 246, 247.
— Enddarm 246.
— Fermentzellen 246.
— Greifwerkzeuge 246.
— Kot 247.
— Lebensweise 246.
— Magen 246.
— Mund 246, 247.
— Nahrung 246.
— Nahrungsaufnahme 246.
— Nahrungsfang 246.
— Reserven 247.
— Sekretion des verdauenden Saftes 246.
— Sinnesorgane 246.
— Verdauung 246.
— Zähne 246.
Schleim, siehe Klebsekret, Schleimsekretion, Sekretion des verdauenden Saftes, Speicheldrüsen.
Schleim als Nahrung 81.
Schleimdrüsen, s. Klebsekret, Schleimsekretion, Sekretion des verdauenden Saftes, Speicheldrüsen.
Schleimsekretion, s. auch Sekretion des verdauenden Saftes, Speicheldrüsen, Klebsekret.
— Acarina, parasitische 478.
— Amphioxus 231, 334, 642.
Schleimsekretion, Appendicularien 231.
— Ascidien 226, 228, 229, 230.
— Brachiopoden 234.
— Cephalopoden 358.
— Cölenteraten 118, 121, 124, 138, 140.
— Crustaceen 434.
— Decapoden 434.
— Flagellaten 76.
— Gastropoden (Speicheldrüsen) 279, 295.
— — (Mitteldarm) 306, 309, 319.
— Hirudineen 224.
— Holothurien 261.
— Insekten 600, 607–608, 621.
— Lamellibranchier 334.
— Lepidoptera 607.
— Oligochäten 193.
— Polychäten 204.
— Säugetiere 24.
— Seeigel 254, 255.
— Seesterne 239, 242, 243, 244, 245.
— Tunicaten 226, 228, 231, 643.
— Turbellarien 154, 164.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 642, 648.
Schleimzellen, s. Schleimsekretion, Sekretion des verdauenden Saftes, Speicheldrüsen.
Schlepperameisen (Insekten, Formicidae) 522.
Schlinger.
— Infusorien 81—84.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 643.
Schlupfwespen, s. Ichneumoniden und Entomophaga.
Schlund, s. Ösophagus.
Schlunddrüsen, s. Speicheldrüsen.
Schmarotzer, s. Parasiten.
Schmetterlinge, s. Lepidoptera.
Schmierdrüsen, Hymenoptera 512, 563.
Schmierspeichel, Absonderung (Säugetiere) 24, 35.
Schnecken, s. Gastropoden.
Schnurwürmer, s. Nemertinen.
Schutzwaffen, siehe auch Wurfwerkzeuge, Gift, Mundwerkzeuge, Greifwerkzeuge.
— Cephalopoden 377.
— Cölenteraten 115—117.
— Coleopteren 639.
— Gastropoden 287, 295, 305 bis 306.
Schutzwaffen, Holothurien 260.
— Hymenopteren 512.
— Infusorien 84.
— Insekten 511, 539.
— Myriapoden 485, 647.
— Turbellarien 152—153.
Schwämme.
— Absorpta 110, 663.
— After, s. Osculum.
— Albumosen-Bildung 109.
— Aminosäuren (Verdauungsprodukt) 109.
— Amylase 109, 654.
— Bindezellen, kontraktile (Porensphinkteren) 104.
— Bindezellen in Lacunen 110.
— Buttersäure als Reserve 110.
— Cellulase 110.
— Choanocyten, s. Kragenzellen.
— Cholesterin (Reserve) 110.
— Cytase 110.
— Ectoderm 101.
— Eiweißverdauung 109.
— Exkretion 110.
— Farbstoffütterung 107, 108, 109.
— Farbstoffinjektion in die Leibeshöhle 109.
— Fett als Reserve 110.
— Fettverdauung 110.
— Geißelschlag 101, 105, 106.
— Glykogenreserve 110.
— Invertase 110, 654.
— Kohlehydratverdauung 109.
— Kot 110.
— Kragenzellen 77, 102, 103, 104, 105, 106, 107—110.
— Lab 109.
— Lactase 109.
— Lipase 110, 654.
— Lipochrome 110.
— Lipoide 110.
— Magen 101—103, 104—108, 110.
— Meso-Ectoderm 101.
— Nahrung 103.
— Nahrungsaufnahme 104—107, 122, 642.
— — in die Schwammzellen 77, 107—108, 656.
— Nahrungsbewegung 104—108, 110.
— Oleinsäure als Reserve 110.
— Optimum der Reaktion 190.
— Osculum 101, 106, 110.
— Oxydase 109.
— Pepton-Bildung 109.
— Phagocytose 77, 107—108, 656.
— Protease 109, 654.
— Radialtuben 102.

Schwämme.
— Reaktionsoptimum (Verdauung) 109.
— Reserven 110.
— Säuren, freie 109.
— Sekretion des verdauenden Saftes 109.
— Spieula 103.
— Spongosterin 110.
— Stärke als Reserve 110.
— Stearinsäure 110.
— Stützlamelle 101.
— Trypsin 109.
— Tryptophan-Bildung 109.
— Tyrosin-Bildung 109.
— Tyrosinase 109.
— Verdauungsvakuolen 108 bis 110.
— Wanderzellen 101, 107, 108, 110—111.
Schwämme als Nahrung 204, 248.
Schwämme als Wirt 332, 387.
Schwefelsäure, Gastropoden (Speichel) 286—287, 288, 289, 293—294. 649.
Sciara (Insekten, Diptera) 585, 616.
Scolia (Insekten, Hymenoptera) 509.
Scolopendra (Myriapoden) 482, 483, 484, 485.
Scopa, Biene 512.
Scorpioninen, s. Skorpioninen.
Scrobicularia (Lamellibranchier) 331.
Scyllarus (Crustaceen, Malacostraken) 410.
Scyphomedusen (Cölenteraten) 113, 132, 141.
Scyphozoen (Cölenteraten) 114.
Sedentaria (Polychäten) 204, 216, 447, 448.
Seeanemonen, s. Cölenteraten, Actinien.
Seeigel, Absorpta 256, 663.
— Absorption 255—256.
— After 247, 253, 256.
— Ambulakralfüßchen 247.
— Amylase 254, 255.
— Bewegung 247.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 265.
— Cökum 242, 254, 255.
— Darm 247, 248, 253—256.
— Eiweißreserven 256.
— Einbohren 249.
— Eiweiß in den Wanderzellen 256.
— Eiweißverdauung 254.
— Enddarm 253, 256.
— Farbstoffütterung 244—245.
Seeigel, Fermente 254—255.
— Fett als Reserve 256.
— Glykosidspaltung 34.
— Greifwerkzeuge 247—253.
— Hungererscheinungen 256.
— Invertase 254—255.
— Kauwerkzeug 248, 250—253.
— Körnerzellen 255.
— Kot und Kotabgabe 256.
— Kothülle 256.
— Lipase 255.
— Lippen 248, 250—251.
— Magendarm 253.
— Mitteldarm 247, 253, 254, 255.
— Mund 247, 248, 249, 250, 253.
— Mundpol 247.
— Mundwerkzeuge 250—253.
— Nahrung 248—250.
— Nahrungsaufnahme 250—253.
— Nahrungserwerb 248—250.
— Nebendarm 253, 255.
— Ösophagus 250, 253, 254.
— Pedicellarien 249—250.
— Protease 253, 254.
— Reaktion 254.
— Reaktion der Verdauungssäfte 254.
— Reserven 256.
— Saugfüße 247, 249.
— Schleimzellen 254, 255.
— Schlund 253, 254.
— Sekretion des verdauenden Saftes 255.
— Stacheln 247, 249, 256.
— Verdauung 254.
— Vorderdarm 250, 253.
— Wanderzellen 255, 256.
— Wimperzellen 256.
— Zähne 248, 249, 250—253.
Seerose, s. Actinien.
Seesterne.
— Absorpta 245, 663.
— Absorption 241, 243—245.
— After 236, 239, 242, 245.
— Albumosen-Bildung 242.
— Amylase 243.
— Arme 236, 242.
— Außenverdauung 240—242.
— Blinddärme 242, 243, 244, 245, 246.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 245.
— Blutlacunen 245.
— Carminfütterung 245.
— Cökum 242.
— Darm 242, 661.
— Drüsenzellen 239, 242, 243, 244, 245.
— Eiweißreserven 246.
— Eiweißzellen 244.
— Enddarm 243, 245.
Seesterne.
— Enddarmcöka 245.
— Farbstoffütterung 244—245.
— Fermente 239, 242, 245.
— Fermentzellen, s. Drüsenzellen.
— Fettabsorption 245.
— Fett als Reserve 244, 245, 246.
— Fettspaltung 245.
— Gift 240.
— Glukose 243.
— Glykogen als Reserve 246.
— Greifwerkzeuge 236—239.
— Hungererscheinungen 245 bis 246.
— Invertase 243.
— Körnchenzellen, s. Drüsenzellen.
— Körnerdrüsenzellen, s. Drüsenzellen.
— Kot 245.
— Lab 243.
— Lebensweise 236.
— Leucin-Bildung 242.
— Lipase 243, 245.
— Lippen 239.
— Magen 239, 240—242, 243, 245.
— Mitteldarmdrüse 239, 240 bis 245, 246.
— Mund 236, 237, 239, 240, 245.
— Nahrung 236.
— Nahrungsaufnahme 239—242, 645, 64
— Nahrungsfang 236—239.
— Ösophagus 239, 243.
— Pedicellarien 237—238.
— Pepton-Bildung 242.
— Pharynx 239.
— Protease 242, 243.
— Räuber 236.
— Radialblinddärme 242.
— Reaktion der Verdauungssäfte 242, 243.
— Rektaldivertikel 245.
— Reserven 245—246.
— Saugfüße 236—237, 238, 240.
— Schleimzellen 239, 243, 244, 245.
— Schlund, s. Ösophagus.
— Sekretion des verdauenden Saftes 239, 240, 243—244.
— Tiedemannsche Taschen 242.
— Tryptophan-Bildung 242.
— Tyrosin-Bildung 242.
— Verdauung 240—243.
— Vorverdauung 242.
— Wanderzellen 244, 245, 246.
— Zähne 239.
Seesterne als Nahrung 288.

Seetiere (allgemein), Nahrung 23.
Seetrieladen, s. Trieladen.
Segel, Lamellibranchier, s. Mundlappen.
Segestria (Arachnoiden) 448, 461.
Seidenpepton, s. Pepton.
Seidenraupe, s. Bombyx.
Seifen, bewirken Emulsion von Fetten 16, 31.
Sekret, s. unter Sekretion, Verdauung, Speichel, Speicheldrüsen.
— zum Kleben, s. Klebsekret.
Sekretin, in der Darmschleimhaut der Säugetiere 35.
Sekretion des Säurespeichels, ehem. Vorgänge, Gastropoden 293.
— von Schleim, s. Schleimsekretion, Klebsekret.
— der Speicheldrüsen, s. Speicheldrüsen.
— des verdauenden Saftes, s. auch Phagocytose.
— — — — Acarina, freilebende 481.
— — — — Allgemeines 34.
— — — — Amphipoden 411.
— — — — Arachnoidea 465 bis 468, 469.
— — — — Araneiden 466.
— — — — Aseidien 230, 231.
— — — — Brachiopoden 235.
— — — — Cephalopoden 357, 368—373, 374, 377.
— — — — Cirripedien 406, 407.
— — — — Cölenteraten 125, 138, 145, 146, 658.
— — — — Coleoptera 601, 606, 608.
— — — — Crustaceen 406 bis 411, 436.
— — — — Diptera 600, 601, 602, 603, 604, 608, 609.
— — — — Echinodermen (allgemein) 659.
— — — — Entomostraken 406.
— — — — Gastropoden 279, 292, 305, 306—310, 321.
— — — — Hemiptera 601.
— — — — Hirudineen 225.
— — — — Holothurien 258, 261.
— — — — Hymenoptera 601, 604.
— — — — Infusorien 96.
— — — — Insekten 487, 587, 599 609, 622, 623, 659.
Sekretion des verdauenden Saftes, Isopoden 411.
— — — — Lamellibranchier (Magen) 340—341. Mitteldarmdrüse) 344—345.
— — — — Lepidoptera 601 604, 607.
— — — — Malacostraken 407.
— — — — Myriapoden 487.
— — — — Nematoden 186, 659.
— — — — Orthoptera 600, 601, 602, 604, 609, 623.
— — — — Oligochäten 199.
— — — — Orthoptera 600, 601, 602, 604, 609, 612.
— — — — Phalangiden 465.
— — — — Phyllopoden 406, 407.
— — — — Polychäten 208, 209, 216.
— — — — Säugetiere 34.
— — — — Sareodinen 61, 69.
— — — — Schlangensterne 246.
— — — — Schwämme 109.
— — — — Seeigel 255.
— — — — Seesterne 239, 243—244.
— — — — Skorpionina 465.
— — — — Trematoden 170.
— — — — Tunicaten 230, 231.
— — — — Turbellarien 159, 160, 656.
— — — — Zusammenfassung und Vergleichung 656 bis 660, 663.
Sekretionsfibrillen, Decapoden 408.
Sekretionsstadium, Insekten 602—606, 617, 618, 623, 659.
— Myriapoden (Mitteldarm) 487.
Sekretionsvakuolen, s. Sekretion.
Sekretionszellen, s. Sekretion des verdauenden Saftes, Fermentzellen, Wanderzellen.
— Cephalopoden 358, 370, 374, 377.
— Insekten (Mitteldarm) 607.
— Turbellarien (Darm) 159,
— Zusammenfassung u. Vergleichung 658.
Semperseles Organ, Gastropoden 275.
Senkfäden, Cölenteraten 120.
Sepia, (Cephalopoden) 33, 350, 352, 357, 360, 361, 362, 364, 367, 369, 370, 372, 373, 375, 377, 378, 379, 648.
Sepiola (Cephalopoden) 364.
Septen, Cölenteraten 132, 134, 138.
Sergestes (Crustaceen) 380.
Segestria (Hemiptera) 468.
Serpophaga, als Nahrung 493.
Serpuliden (Polychäten) 204.
Silicoflagellaten als Nahrung 382.
Silpha (Coleoptera) 620.
Simocephalus (Crustaceen, Phyllopoden) 381.
Sinistrin (Mitteldarmdrüse der Gastropoden) 323.
Sinnesorgane, s. auch Nahrungswahlvermögen.
— Arachnoidea 448, 456.
— Cephalopoden 349, 352, 552.
— Cölenteraten 118, 138.
— Diptera 576.
— Gastropoden (Nahrungswahl) 270.
— Insekten 576.
— Lamellibranchier 332, 333, 336, 348.
— Polychäten 206.
— Schlangensterne 246.
Siphone, s. auch Analsipho.
— Lamellibranchier 331, 332, 333, 334, 336, 347.
Siphonoehalina (Schwämme) 107.
Siphonoglyphe, Cölenteraten 124, 137.
Siphonophoren (Cölenteraten) 112, 113, 117, 121, 124, 125, 127, 141, 144.
Sipuneulus, Amylase 33.
— Glykosidspaltung 34.
Sirex (Hymenoptera) 503, 644.
Sklaven, Ameisen 519.
Skorpio (Buthus, Skorpionina) 475.
Skorpionina, s. auch Arachnoidea.
— Absorption 466, 469.
— After 471.
— Assimilation 466.
— Blutgefäße, Aufnahme der Absorpta 469.
— Chelicceren 444.
— Darm 459.
— Eiweißreserven 474.
— Enddarm 471.
— Farbstoffütterung 469.
— Fettkörper 477.
— Fettreserven 472.
— Gift 444, 650.

Skorpionina, Giftwerkzeuge 444.
— Glykogenase 473.
— Glykogenreserven 473.
— Greifwerkzeuge 444.
— Haemolyse 445.
— Hunger 475.
— Invertase 465.
— Malphigische Gefäße 460.
— Mitteldarm 460.
— Mitteldarmdrüse 460, 465, 473.
— Nahrung 444.
— Nahrungserwerb 444.
— Ösophagus 457.
— Pharynx 457.
— Protease 462.
— Reaktion 445, 462,
— Reserven 466. 472. 473, 474.
— Sekretion des verdauenden Saftes 465.
— Speicheldrüsen 457.
— tryptische Protease 462.
— Verdauung 462.
— Vorderdarm 457.
Solanin, Verdauung durch Decapoden 405.
Solaster (Seesterne) 239.
Soldaten, Ameisen 518.
— Termiten 517, 539.
Solecurtus (Lamellibranchiaten) 344.
Solen (Lamellibranchiaten) 331, 344.
Solenopsis (Formicidae) 518.
Solifugidae, s. auch Arachnoidea.
— Absorption 468.
— Cheliceren 446.
— Gift 446.
— Nahrungserwerb 446.
— Vorderdarm 458.
Solpuga (Araehnoidea) 446.
Solpugidae, s. Solifugidae.
Sozialer Magen, Hymenoptera, s. Kropf.
Speckkäfer, s. Dermestidae.
Spaltung, hydrolytische (Allgemeines) 12.
Spatangoiden (Seeigel) 236, 247, 248. 253.
Speichel, s. Speicheldrüsen.
Speichelamylase, s. Amylase, Ptyalin.
Speicheldrüsen.
— Aearina, freilebende 481.
— — parasitische 477, 478.
— Allgemeines 24—25.
— Arachnoidea 454—456, 647, 648.
— Cephalopoden 352, 355—362, 648.
— Chilopoden 485, 650.
— Cirripedien 357, 392, 394, 395, 649.
Speicheldrüsen.
— Coleoptera 545.
— Crustaccen 35, 394—395.
— Diplopoden 485.
— Dipteren 529. 530, 542. 544. 573, 577.
— Formicidae 564.
— Gastropoden 206.
— — (Fleischfresser) 275—279, 283—295, 648, 649.
— — (Pflanzenfresser) 275, 276, 278, 279, 283, 323, 648—649.
— Hemiptera 580. 582—583, 648.
— Hirudineen 219, 222.
— Hymenoptera 512, 514. 515, 560, **561—566**. 610, 648, 649.
— Insekten 510, 512, 514, 515, 517, 519. 529. 530, 533, 542, 543, 544, 545—549, 560. **561—566**. 573, 574—575, 577, 580, 582—583, 595, 610, 648, 649, 650.
— Isopoden 394—395, 648.
— Lepidoptera 548—549, 650.
— Malacostraka 395.
— Mollusken (Allgemein) 647.
— Myriapoden 485.
— Oligochäten 192, 648.
— Orthoptera 517, 546. 648.
— Phyllopoden 394.
— Polychäten 207. 647. 650.
— Säugetiere 24—25, 32—33, 34, 35.
— Skorpionina 457.
— Trematoden 168.
— Turbellarien 156, 647.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 647—650.
Speichelgang, s. Mundwerkzeuge und Speicheldrüsen.
Speichelreservoir, s. Speicheldrüsen.
Speichelsekretion, s. Speicheldrüsen.
Speicherung von Nahrung, s. Reserven. Zusammenfassung u. Vergleichung 653.
Speiseröhre, s. Ösophagus.
Spezialismus beim Fressen, s. Homophagie.
Sphaerechinus (Seeigel) 248, 254, 255, 256.
Sphaeroma (Crustaceen, Isopoden) 386. 411.
Sphaerozoum (Sareodinen) 65.
Sphenoides 121.
Spicula, Schwämme 109.
Sphinkter ani, siehe auch After.
Sphinkter ani, Oligochäten 201.
— — Cephalopoden 376.
— — Holothurien 265.
Sphinx (Lepidoptera) 531, 620.
Sphyranura (Trematoden) 169.
Spinndrüsen.
— Araneiden 447.
— Arachnoidea 447.
— Insekten 548.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 650.
Spinnen, s. Arachnoidea.
— echte, Araneiden.
Spinnennetze, Araneiden 447, 448.
Spiralcökum, s. Cökum.
Spirographis (Polychäten) 204. 207, 642.
Spirogyra als Nahrung 53.
Spiroptera (Nematoden) 182.
Spondylus (Lamellibranchiaten) 331, 335.
Spongien, s. Schwämme.
Spongilla (Schwämme) 107, 108.
Spongosterin, Schwämme 110.
Sporozoa 47, 98, 665.
Sproßpilze, Coleoptera (Mitteldarm) 608.
— im Reservoir der Diptera 578, 650.
Spumella (Flagellaten) 76, 79.
Squilla (Crustaceen) 380, 383. 385. 422.
Squilla als Nahrung 248. 249, 250.
Stachelhäuter, s. Echinodermen.
Stacheln.
— Seeigel 247, 249, 256.
— Trematoden zum Reizen 165. 166.
Stachyose, Verdauung durch Gastropoden 299.
Stärke, s. auch Amylase.
— Ascidien (Reserve) 231.
— Entstehung 13.
— in Gallen 529.
— Gastropoden, phagozytiert durch Leydigsche Zellen, 328.
— im Pollen 512.
— Protozoen (Reserve, allgemein) 42.
— Reaktion 13.
— Sarcodinen 72.
— Schwämme (Reserve) 110.
— Tunicaten (Reserve) 231.
— Zooxanthellen, Abgabe an Radiolarien 46.

Stärke in Zooehlorellen v. Convoluta 151.
Stärke als Nahrung 73, 74, 81, 95, 495.
Stärkegranulose, Allgemeines 13.
Stärkeverdauung, s. Amylase, Kohlehydratverdauung.
Stärkezellulose, Allgemeines 13.
Staphyliniden (Coleoptera) 521, 522, 526.
Staurastrum (Crustaeeen) 381.
Stearinsäure, Chemische Zusammensetzung 16.
— Deeapoden (Verdauungsprodukt) 405.
— Sehwämme (Reserve) 110.
Steehborsten, s. Mundwerkzeuge, Mundbewaffnung, Saugwerkzeuge, Stilette.
Steehfliegen (Diptera) 646.
Steehrüssel, s. Mundwerkzeuge, Mundbewaffnung, Saugwerkzeuge, Stilette.
Steehwerkzeuge (hier nur Staeheln), s. auch Mundwerkzeuge, Mundbewaffnung, Saugwerkzeuge, Stilette.
— Araehnoiden 445.
— Insekten 508, 509, 511.
Steinkorallen (Cölenteraten) 113.
Stenoglossa (Gastropoden) 280.
Stenostomum (Turbellarien) 150.
Stentor (Infusorien) 80, 85, 89, 91, 92, 94, 95, 96, 98, 654.
Stentor als Nahrung 85.
Sterkome, Sareodinen 71.
Steteophyma (Insekten, Orthoptera) 546, 552, 594.
Stiekstoff, s. aueh Eiweiss.
— Bienenköniginnahrung 515.
— Lumbrieus 203.
— Maulbeerblätter 496.
— im Oligoehätenkot 191.
Stilette, s. aueh Mundwerkzeuge und Mundbewaffnung.
— Aearina, parasitisehe 477.
— Araehnoiden 477, 480.
— Cölenteraten 117.
— Copepoden 387.
— Crustaceen 387, 388.
— Gastropoden 282—283.
— Infusorien 83, 84.
— Nemertinen 174.
— Polyehäten 204, 646.
Stilette, Zusammenfassung u. Vergleiehung 646, 650.
Stilifer (Gastropoden) 269.
Stinkdrüsen, Diplopoden 485, 647.
— Myriapoden 485.
Stipes, s. Mundwerkzeuge.
Stoffansatz, Insekten 636, 637, 638.
Stoffweehsel, s. Bd. II und Absorpta, Reservestoffe.
— Cölenteraten 381.
— Nematoden 189.
— Planktonorganismen 381.
— Seetiere 23, 381.
Stoichactis (Cölenteraten) 119.
Stomatopoden, s. Crustaeeen, Malacostraken, Squilla.
Stomatorhizes, Saeeulina 389.
Strombidae (Gastropoden) 280.
Strombus (Gastropoden) 267.
Strombus als Nahrung 236.
Strongyloeentrotus (Seeigel) 248, 255.
Strongylocentrotus als Wirt 387.
Strongylus (Nematoden) 178, 185, 188.
Strudler, s. Partikelfresser.
Strudelwürmer, s. Turbellaria.
Stützlamelle, Schwämme 101.
Styelinen (Aseidien) 230, 231.
Stylonyehia (Infusorien) 94, 96, 98, 654.
Stylonyehia als Nahrung 81, 85.
Suberites (Schwämme) 109, 110, 381.
Sublingualdrüse, s. Speicheldrüse.
Submandibulardrüse, Cephalopodeu 357, 362.
Submaxillaris, s. Speicheldrüse.
Submentum, s. Mundwerkzeuge.
Subösophagealdrüse, Gastropoden 294.
Subulinen als Nahrung 516.
Suehen der Nahrung, s. Nahrungserwerb.
Suctorien (Infusorien) 80, 90, 646.
Superoxydase, s. Katalase.
Supramaxillardrüse, s. Speicheldrüse.
Syeandra (Sehwämme) 108.
Syeon (Schwämme) 101, 104, 105.
Sycotypus, (Gastropoden) 285, 291, 298, 300, 303, 328, 645, 648.
Syeotypus als Nahrung 285.
Syllideen (Polyehäten) 204.
Symbiose, s. aueh Ameisengäste, Termitengäste.
— Allgemeines 22.
— Bunodeopsis mit Melia 390.
— Cölenteraten mit Zooehlorellen 113, 114.
— Cölenteraten mit Zooxanthellen 113, 114.
— Crustaeeen mit Actinien 390.
— Diptera mit Bakterien 543, 597.
— Diptera mit Sproßpilz 578.
— Hefezellen mit Anobium 597.
— — mit Hemiptera 597.
— Infusorien mit Zooehlorellen 80.
— Phellia mit Polydeetus 390.
— Sagastia mit Melia 390.
— Sareodinen mit Zooehlorellen 46.
— Sarcodinen mit Zooxanthellen 46.
— Termiten mit Protozoen 598.
— Turbellarien mit Limulus 151.
— Zooehlorellen mit Cölenteraten 113, 114.
— — mit Infusorien 80.
— — mit Sarcodinen 46.
— Zooxanthellen mit Cölenteraten 113, 114.
— — mit Sareodinen 46.
Symphilen, bei Ameisen 521.
— bei Termiten 522.
Synapta als Wirt 269.
Syneorine (Cölenteraten) 131.
Syneytium, Isopoden 431.
— Turbellarien 149, 157.
— Zusammenfassung u. Vergleiehung 657.
Synechthrie, Ameisen 526.
Synökie, Ameisen 526.
Syntonin, Entstehung 28, 655.

T.

Taehina (Diptera) 529.
Taenia (Cestoden) 171, 172, 178.

Taenioglossa (Gastropoden) 267, 268, 279, 280, 282, 284, 285, 294.
Tamoya (Cölenteraten) 133.
Tannin, Raupennahrung 499, 500.
Tapes (Seesterne) 243.
Tarantula (Araneidae) 448, 456.
Tardigrada (Arachnoiden) Lebensweise 443.
Tarotomus (Acarina, freilebende) 480.
Taschengalle 528.
Taster, s. auch Mundwerkzeuge, Mundbewaffnung.
— Cölenteraten 128, 146.
— Crustaceen 393.
Taurin, Cephalopoden (im Speichel) 361.
— Gastropoden 325, 329.
— Lamellibranchier 347.
— Wirbeltier-Leber 43.
Taurocholsäure, Wirbeltier-Leber 43.
Tausendfüßer, s. Myriapoden.
Tealia (Cölenteraten) 124, 138.
Tectibranchiata (Gastropoden) 267, 292, 296.
Tegenaria (Araelnoidea, Araneiden) 449, 450, 453, 456, 460, 461, 463, 466, 471, 472, 474, 475.
Telephorus (Coleoptera) 555.
Tellina (Lamellibranchiaten) 331.
Tellina als Nahrung 236.
Telson, Crustaceen 433.
Temperaturoptimum, s. Optimum der Temperatur.
Tenebrio (Mehlwurm), (Coleoptera) 40, 583, 587, 588, 590, 592, 595, 596, 599, 603, 604, 608, 610, 614, 615, 618, 621, 625, 626, 630, 632, 633, 638, 665.
Tentaculata (Cölenteraten) 120.
Tentakeln, s. auch Greifwerkzeuge, Mundbewaffnung.
— Cölenteraten 118—122, 135.
— Holothurien 257—258.
Tentakelring, Aseidien 226.
Tenthrediniden (Hymenoptera) 557.
Terebelliden (Polychäten) 204, 642.
Terebridae (Gastropoden) 282, 284.
Terebra als Nahrung 236.
Teredo (Lamellibranchiaten) 331, 337.
Termes (Orthoptera) 502, 504, 516, 525, 526, 539.
Termitaphis (Trmitengast) 522.
Termitengäste 522.
Termitidae Orthoptera) 504, 516—518, 519, 522, 525, 539, 541, 598, 625, 628, 630, 644.
Terricolae, s. Oligochäten u. Lumbricus.
Testacella (Gastropoden) 267, 284.
Testacelliden (Gastropoden) 283, 303.
Tethys (Gastropoden) 267.
Tetragnatiden (Arachnoiden, Araneiden) 475.
Tetramitus (Flagellaten) 78.
Tetraneura (Hemiptera) 528.
Tetrapneumones (Arachnoiden) Beutefang 450.
— Nahrung, Nahrungserwerb 447.
— Röhren 448.
Tetronerythrin, Crustaceen 442.
Thalassin, Cölenteraten 117.
Thammatopoea (Lepidopteren, Thaumetopoea) 497.
Thamnotrizon (Orthoptera) 586.
Theridiiden (Arachnoiden) 475.
Thomisiden (Arachnoiden) 475.
Thorakostraken, s. auch Crustaceen, Malacostraken 383, 419.
Thrixion (Diptera) 530, 647.
Thrombin, bei Blutgerinnungshemmung durch Hirudineen 221.
Thyca (Gastropoden) 269.
Thysanura (Insekten) 480.
— Nahrung u. Nahrungserwerb 506.
Tiara (Cölenteraten) 125.
Tiedemannsche Taschen, Seesterne 242.
Tierstaaten, Allgemeines 22.
Tierstöcke, Cölenteraten 112.
Timarcha als Nahrung 490.
Tinea (Lepidoptera) 506, 592, 635.
Tineiden (Lepidoptera) 505, 632, 634, 636.
Tineola (Lepidoptera) 21, 505, 589, 592, 593, 596, 616, 629.
Tintendrüse, Cephalopoden 377.
Tintenfische, s. Cephalopoden.
Tintiniden als Nahrung 382.
Tocophrya (Infusorien) 91.
Tomocerus (Insekten, Collembolen) 502, 549.
Tortricidae (Lepidoptera) 500.
Torymus (Hymenoptera) 529.
Totengräber, s. Necrophorus.
Totenkopf, s. Achcrontia.
Totenuhr, s. Anobium.
Toxoglossa (Gastropoden) 280, 282, 284, 294, 650.
Toxopneustes (Seeigel) 248, 249, 250, 644.
Trachelinen (Infusorien) 82.
Trachelius (Infusorien) 81, 83.
Trachelomonas als Nahrung 85.
Traubenzucker, s. Glukose.
Trematoden, Absorpta 170.
— Absorption 170.
— Amylase 170.
— Bewegung 165.
— Blutverdauung 101, 168, 656.
— Darm 165, 168—170.
— Farbstofffütterung 167.
— Fettabsorption 170.
— Fermente 169, 170.
— Gallensäure 167.
— Glykogen als Reserve 170.
— Haftwerkzeuge 165—166.
— Kopfdrüsen 168.
— Kotauswurf 39.
— Lebensweise 165.
— Mund 165.
— Nahrung 166.
— Nahrungsaufnahme 166.
— Ösophagus 168.
— Parasiten 165.
— Phagoeytose 168, 169.
— Pharyngealtasche 167.
— Pharynx 167, 647.
— Protease 169, 170.
— Pseudopodien der Darmzellen 168.
— Reserven 170.
— Saugakt 165, 167—168, 647.
— Saugnäpfe 165, 166, 167—168.
— Sekretion 170.
— Speicheldrüsen 168.
— Stacheln zum Reizen 165, 166.
— Tyrosinase 170.
— Verdauung 168—170, 656.
— Vorverdauung 168.
Tremoctopus (Cephalopoden) 375.
Tricalciumphosphat, siehe auch Kalk, phosphorsaurer.
— Kalkzellen der Gastropoden 326.

Trichinella (Nematoden) 177, 185, 186.
Trichiten, Infusorien 83.
Trichodectes (Hemiptera) 506.
Trichome, der Ameisengäste 521.
Trichomonas (Sarcodinen) 74.
Trichosphaerium (Sarcodinen) 62, 67, 69, 70, 72, 73, 665.
Trichoplax 100.
Trichter.
— Cephalopoden 350.
— Cölenteraten 132.
— Decapoden, siehe Filtermagen.
— Insekten, s. Kaumagen.
Trichterzellen, Cölenteraten 129.
Tricladen, s. auch Turbellarien.
— Darm 150, 159, 160—164, 661.
— Darmmuskulatur 164.
— Drüsenzellen 159—161.
— Fermente 160—161.
— Fettverdauung 160—161.
— Hunger 164.
— Kot 164.
— Nahrung 150.
— Nahrungs-Fang 153.
— Pharynxdrüsen 156.
— Polypharyngie 156.
— Sekretion des verdauenden Saftes 159—161.
— Verdauung 159—163, 657.
Tricladen als Nahrung 150.
Tridacna (Lamellibranchiaten) 335.
Tripyleen, Phaeodium 65, 342, 643.
Trisaccharide.
— Allgemeines 12.
— Gastropoden (Verdauung) 299.
— Insekten (Verdauung) 595.
Tritonidae (Gastropoden) 280.
Tritonium (Gastropoden) 267, 286, 287, 288, 291, 293, 649.
Trochosa (Arachnoiden, Araneiden) 461, 464, 466.
Trochus (Gastropoden) 329.
Troikart, Gastropoden 282 bis 283.
Trombidium (Acarina, freilebende) 480.
— 481, 482, 647, 656.
Trophochondren, Nematoden 187, 189.
Tropinota (Coleoptera) 622.
Trypanosomen (Flagellaten) 73, 80.
Trypsin, s. meist Protease.
— Allgemeines 29.
— Ascidien 230.
— Cephalopoden 366.
— Cölenteraten 145.
— Coleoptera 543.
— Gastropoden 301.
— Infusorien 95.
— Insekten 543, 590.
— Nematoden 185.
— Oligochäten 193, 197.
— Polychäten 207.
— Schwämme 109.
— Tunicaten 230.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 653.
Trypsinverdauung, des Horns 505.
Tryptophan, Cephalopoden (Verdauungsprodukt) 366.
— Chemische Zusammensetzung 18.
— Cölenteraten, Bildung durch 145.
— Decapoden (Verdauungsprodukt) 403, 404.
— Gastropoden (Verdauungsprodukt) 303.
— Insekten (Verdauungsprodukt) 591.
— Oligochäten (Verdauungsprodukt) 199.
— Polychäten (Verdauungsprodukt) 207.
— Säugetiere (Verdauungsprodukt) 29.
— Sarcodinen (Verdauungsprodukt) 64.
— Schwämme, Bildung durch 109.
— Seesterne (Verdauungsprodukt) 242.
Tubitelariae (Arachnoiden) 448.
Tubularia (Cölenteraten) 120, 125, 126.
Tubularia als Nahrung 383.
Tumora (Crustaceen, Entomostraken) 424.
Tunicaten, s. auch Ascidien u. Appendicularien.
— Absorption 230, 231.
— Amylase 231.
— Carminfütterung 232, 233.
— Cilien 226.
— Darm 230.
— Dorsalfalte 229.
— Drüsen 229, 230, 231.
— Eisenfütterung 231.
— Eiweißverdauung 230.
— Enddarm 230.
— Endostyl 228, 229, 231, 232.
Tunicaten, Epibranchialrinne 229.
— Farbstoffütterung 232.
— Fanggehäuse 232—233, 642.
— Fermente 230—231.
— Flimmerring 226.
— Geißelzellen 229.
— Glykogen 231.
— Greifwerkzeuge 226—228.
— Kiemendarm 226, 227, 334, 643.
— Magen 230.
— Magencöka 230.
— Mitteldarm 230.
— Mitteldarmdrüse 231, 661.
— Nahrung 226, 233.
— Nahrungsaufnahme 226, 233, 334, 642, 643.
— Ösophagus 229—230, 232.
— Protease 230.
— Pylorusblindsack 230.
— Pylorusdrüse 230.
— Reserven 231.
— Schleim 226, 228, 231, 643.
— Sekretion des verdauenden Saftes 230, 231.
— Stärkereserve 231.
— Strudelung 227.
— Trypsin 230.
Turbellarien, s. auch Tricladen, Polycladen.
— Aasfresser 150—151.
— Absorpta 163.
— Absorption 163.
— After 164.
— Amylase 163, 654.
— Blutverdauung 162, 163.
— Carminfütterung 161.
— Darm 159—163.
— Drüsenzellen 152, 159, 160 657, 660.
— Eisenfütterung 163.
— Eiweiß als Reserve 163.
— Eiweißzellen 161.
— Fangbewegungen 153.
— Farbstoffütterung 161, 162, 163.
— Ferment, extrazelluläres 159—161, 162—163, 654.
— — intracelluläres 162—163.
— Fettabsorption 163.
— Fett als Reserve 163.
— Fettverdauung 160, 162.
— Gifte 153.
— Glykogen als Reserve 163.
— Greifwerkzeuge 152—154, 155, 156.
— Hämatin (Verdauungsprodukt) 162.
— Hungererscheinungen 161, 164.
— Kommensalismus: Bdelluriden mit Limulus 151.
— Kopfdrüse 153.

Turbellarien, Kot 39, 163, 164.
— Lebensweise 150—156.
— Lipase 160, 162.
— Magendarm 159, 160.
— Mund 149.
— Mundbewaffnung 154 156.
— Nahrung 150.
— Nahrungsaufnahme 152, 155—156, 645.
— Nahrungsfang 152.
— Nahrungswahlvermögen 162.
— Nesselzellen 152.
— Ösophagus 154—157.
— Parasiten 151.
— Peristaltik 159, 164.
— Phagocytose 149, 159—164, 657.
— Pharynx 154—156, 164.
— Pharynxdrüsen 156.
— Plasmodien 162.
— Protease 162.
— Reaktion 162.
— Reserven 163, 164.
— Rhabditen 152.
— Saugen 155, 165.
— Schleimdrüsen 154, 164.
— Sekretion des verdauenden Saftes 159, 160, 656.
— Sekretzellen, s. Drüsenzellen.
— Speicheldrüsen 156, 647.
— Symbiose mit Zoochlorellen 151.
— — — Zooxanthellen 151.
— Syncytium 149, 157.
— System 149.
— trypsinähnliches Ferment 162.
— Verdauung 157—163, 657.
— Vorverdauung (Cölata) 157, 159—161.
— Zoochlorellen 151.
— Zooxanthellen 151.
Turbellarien als Nahrung 150.
Turbo (Gastropoden) 329.
Tuschefärbung, s. Farbstoffütterung.
Typhlosolis, Isopoden 432.
— Lamellibranchier 346.
— Oligochäten 198, 200.
— Polychäten 207.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 662.
Typhusbazillen als Nahrung 73.
Tyrosin, Cephalopoden 370, 376, 378.
— — (Verdauungsprodukt) 366, 367.
— Chemische Zusammensetzung 18.
— Cölenteraten, Bildung durch 145.
Tyrosin, Crustaceen (Mitteldarmdrüse) 439.
— — (Verdauungsprodukt) 404.
— Decapoden (Verdauungsprodukt) 404.
— Entstehung 28, 29.
— Hirudineen, Bildung durch 225.
— Insekten (Verdauungsprodukt) 591.
— Nematoden (Verdauungsprodukt) 185.
— Oligochäten, Bildung durch 199.
— Sarcodinen (Verdauungsprodukt) 64.
— Schwämme, Bildung durch 109.
— Seesterne (Verdauungsprodukt) 242.
Tyrosinase, Allgemeines 29.
— Insekten 592.
— Oligochäten 199.
— Schwämme 109.
— Trematoden 170.

U.

Übererнährung, Cölenteraten 148.
— Flagellaten 80.
— Infusorien 98.
Ulva als Nahrung 268.
Unio (Lamellibranchier) 331, 332, 339, 347.
Unterkiefer, s. Mundwerkzeuge.
Unterkieferdrüse, Arachnoidea 455, 456.
Unterlippe, s. Mundwerkzeuge, Lippen.
Unterlippentaster, siehe Mundwerkzeuge.
Uraten, s. auch Harnsäure.
— Insekten 635.
Urobilin, Insekten 640.
Uroceridae (Hymenoptera) 503, 557.
Urolaben (Nematoden) 187.

V.

Vagabundae (Arachnoiden) 447.
Vakuole (auch Verdauungsvakuole).
— Acarina, parasitische 479.
— Allgemeines 34, 36.
— Cölenteraten 129, 130, 144, 147.
Vakuole, Flagellaten 75, 76, 77, 79.
— Gastropoden 317—318.
— Infusorien 89, 91—94, 95, 96—97, 98, 99.
— Lamellibranchiaten 344.
— Sarcodinen 61—62, 64—66, 67, 69, 70—71, 73.
— Schwämme 108, 109, 110.
— Turbellarien 157—159, 161 bis 164.
— Zusammenfassung u. Vergleichung 643, 654, 655, 656, 657, 660.
Vakuolenwanderung, s. Cyklose.
Vakuolenzellen, s. Sekretzellen.
Valeriansäure, Nematoden 189.
— Oligochäten 203.
Vampyrella (Sarcodinen) 46, 52, 54, 60, 68, 72, 645, 665.
Vanessa (Lepidoptera) 497, 498, 499, 531, 589, 594, 599, 600, 616, 622, 640.
Velella (Cölenteraten) 128.
Vena anonyma 41.
Venus (Lamellibranchiaten) 240, 289, 331, 344.
Venus als Nahrung 237, 350.
Verdauung, s. auch Außenverdauung, Phagocytose, Vorverdauung, Chlorophyllverdauung, Holzverdauung, Blutverdauung, Kohlehydratverdauung, Hornverdauung, Wachsverdauung etc. S. auch unter „Fermente" und den einzelnen Fermenten.
— Acarina, freilebende 480, 481, 656.
— — parasitische 478, 479, 656.
— acöle Turbellarien 157—159.
— Arachnoidea 462, 474.
— Araneiden s. Fermente.
— Ascidien 230.
— Brachiopoden 235.
— Cephalopoden 365—368, 660.
— Cestoden 171—173.
— cölate Turbellarien 159—163.
— Cölenteraten (Übersicht) 124—125.
— — (extracellulär) 140—145.
— — (intracellulär) 144—145, 650, 656, 657.
— — (durch Extrakte) 144—145.
— Coleoptera 550.
— Crustaceen (Magen) 402—405, 650.

Verdauung, Echinodermen (allgemein) 650.
— Entomostraken (Magen) 404.
— Flagellaten 79.
— Gastropoden, (Fleischfresser): Speichel 285.
— — (Pflanzenfresser): Speichel 276—279.
— — (im Ösophagus, Kropf und Mitteldarmdrüse) 296 bis 305.
— — Zusammenfassung 660.
— Haarsterne 247.
— Hirudineen 222.
— Holothurien 260—261.
— Infusorien 93, 94—96, 660.
— Insekten 550—556,, 587, 599, 600.
— Isopoden 404.
— Lamellibranchier (Mitteldarm) 314, 658.
— —(Magen, Darm) 342 344.
— — (Krystallstiel und dreizackiger Pfeil) 341—342.
— Malacostraken (Magen) 402.
— Myriapoden 485, 487.
— Nematoden 171, 183, 185.
— Oligochäten 198.
— Orthoptera 551.
— Phalangiden 462.
— Polychäten 207.
— Rotatorien 651.
— Sarcodinen 61—64.
— Schlangensterne 246.
— Schwämme 108—110.
— Seeigel 254.
— Seesterne 240—243.
— Skorpionina 462.
— Trematoden 168.
— Turbellarien 157—163.
— Würmer, höhere (allgemein) 174.
— Zusammenfassung und Vergleichung 650—656.
Verdauung, extracelluläre (allgemein) 174.
— extraintestinale, s. Außenverdauung.
— extrasomatische, s. Außenverdauung.
Verdauungsfermente, s. die Fermente.
Verdauungsprodukte, s Verdauung, die Fermente (und die einzelnen Produkte).
Verdauungsvakuolen, s. Vakuole.
Verdünnungsspeichel,
— Säugetiere 24, 35.
Vermes. Näheres bei Turbellarien, Trematoden, Cestoden und Würmern, Oligochäten, Polychäten, Hirudineen.
Vermes als Nahrung 246, 248, 257, 383, 482, 489.
Vermetus (Gastropoden) 295, 642.
Verschmelzen, von Sarcodinen zur Nahrungsaufnahme 53.
Vertebraten, s. auch Amphioxus und Ammocoëtes, Säugetiere.
— Enddarm 40.
— Nahrung 11—23.
— Verdauung 23—45.
Vertebraten als Nahrung 350, 450, 451, 489.
Vespa (Hymenoptera) 557.
Vespidae (Hymenoptera) 509, 583, 584, 604, 610, 621, 623.
Vestibulum, Infusorien 85, 87, 89.
Virgularia (Cölenteraten) 137.
Vitalfärbung, s. Farbstoffinjektion in die Leibeshöhle.
Vitellin, Allgemeines 19.
Vitrina (Gastropoden) 267.
Vögel, Kaumagen 365.
Vogelspinne, s. Avieularia.
Volutidae (Gastropoden) 284.
Volvaria (Pilz der Termitenpilzgärten) 526.
Volvox 100.
Vorderdarm, Acarina, freilebende 480—481.
— — parasitische 478—479.
— Allgemeines 25.
— Appendicularien 232.
— Arachnoidea 457—459.
— Araneiden 457, 458.
— Ascidien 226—229, 230.
— Brachiopoden 235.
— Cephalopoden 349, 362, 363.
— Cölenteraten 123, 124, 131, 132, 134—135.
— Coleoptera 550—551.
— Crustaceen 380, 394—395, 396—405, 412—424, 440 bis 442.
— Funktion (Allgemeines) 23.
— Gastropoden 206, 266, 281, 283, 294—296, 316—317.
— Hirudineen 219.
— Holothurien 250.
— Hymenoptera 563, 595.
— Insekten 510—511, 518—519, 522, 526, 533, 542, 543, 544, 550—556, 566—571, 572, 576—577, 579, 580, 612.
— Lamellibranchier 330, 338, 342, 348, 349.
— Malacostraken 396.
— Myriapoden 485—486, 488.
Vorderarm, Nematoden 178—182, 183, 184.
— Oligochäten 193—197.
— Phalangiden 457.
— Polychäten 206.
— Säugetiere 25.
— Seeigel 250, 253.
— Seesterne 239.
— Skorpionina 457.
— Trematoden 168—170, 656.
— Turbellarien 154—155.
— Zusammenfassung und Vergleichung 650—656.
Vorderdarmdrüsen, s. meist Speicheldrüsen.
— Gastropoden (Fleischfresser) 283.
— Hirudineen 219—222.
Vortieella (Infusorien) 36, 65, 87, 95, 98, 99, 642, 654, 665.
Vormagen, s. Kropf und Proventrieulus.
Vorräte, Ameisen 519—520.
— Bienen 510—512.
— Termiten 519.
Vorverdauung.
— Acarina, parasitische 479.
— Cölenteraten 124, 140—143.
— Gastropoden, s. Verdauung.
— Insekten 544.
— Lamellibranchier, s. Verdauung.
— Seesterne 242.
— Trematoden 168.
— Turbellarien 157, 159—161.
— Zusammenfassung und Vergleichung 656—658.
Vulsella (Lamellibranchiaten) 332.

W.

Wachs (Bienen-) 17, 564.
— in Pollen 512.
Wachs als Nahrung 17, 20—21, 500, 503, 507, 527, 596—597, 628, 631.
Wachsfresser, s. Wachs als Nahrung.
Wachsmotte, s. Galleria.
Wachsverdauung, Insekten 596—597, 628.
Wale als Wirte 387, 388.
Walfischläuse 388.
Walkwerkzeuge, s. Kauwerkzeuge.
Walkmagen, s. Kaumagen.
Wanderameisen 518.
Wanderzellen (außer amöboide Zellen im festen Gewebsverbande: diese siehe unter Phagocyten, Phagocytose).

Wanderzellen, Cölenteraten 148.
— Crustaceen 435.
— Entomostraken 435.
— Holothurien 261—263, 265, 266.
— Lamellibranchier 345, 347, 348—349.
— Oligochäten 203.
— Schwämme 101, 107, 108, 110—111.
— Seeigel 255, 256.
— Seesterne 244, 245, 246.
— Zusammenfassung und Vergleichung 659, 663.
Wanze, s. Cimex.
Wanzenspritze 582.
Wasser als Nahrung.
— — — Allgemeines 20—21.
— — — Arachnoiden 414, 444, 450, 464.
— — — Bienen 512—513.
— — — Gastropoden, s. Corrigenda zu S. 269 am Schlusse des Buches.
— — — Insekten 20, 22, 504, 507, 512, 517, 576, 630—631.
Wasserasseln, s. Asellus.
Wasseraufnahme, s. auch Wasser als Nahrung.
— Arachnoidea 414, 450.
— Infusorien 92.
Wasserentbehrung, Insekten 513, 630—631.
Wassermilben, s. Hydrachniden.
Wasserskorpion, s. Nepidae.
Webeklauen.
— Araneiden 447.
Weberknecht, s. Phalangiden.
Weidenholzbohrer, s. Cossus.
Weinbergschnecke, s. Helix.
Weizenälchen (Nematoden) 176.
Wespen, solitäre, s. Crabronidae. Heterogyna. Pompilidae.
Widalsche Reaktion 54.
Wiederkäuer, Galle 44.
Wiederkäuer als Wirt 531.
Wimpern, s. Cilien.
Wimperapparate, s. Cilien
Wimperflamme, Cölenteraten 129.
Wimperschlag, s. Cilien.
Wimperspiralen, s. Cilien.
Wimperzellen, s. Cilien.
Winterschlaf.
— Arachnoidea 475.
— Gastropoden 323, 326, 327 bis 328.
Winterschlaf.
— Hymenoptera 520.
Wirbeltiere, s. Vertebraten.
Wohnort, s. Lebensweise.
Würmer, s. Vermes.
— höhere, s. vor allem Nemertini. Nematoden, Oligochäten, Polychäten, Hirudineen.
— — Allgemeine Organisation 175.
Wurfwerkzeuge.
— Cölenteraten 115—117.
— Infusorien 83.
— Turbellarien 152—153.
Wurzelläuse, Zucht durch Ameisen 521.
Wurzeln als Nahrung 268.

X.

Xanthophyll, Cephalopodenleber 379.
Xerampelus, s. Phylloxera.
Xiphosura (Crustaceen) 443.
Xylan, s. auch Xylanase.
— Allgemeines (im Holz) 15. 22, 595.
— Futter der Gastropoden 324.
Xylanase, s. auch Holzverdauung.
— Allgemeines 28, 33.
— Coleoptera 33, 595.
— Gastropoden 300.
— — (Speichel) 278.
— Insekten 549, 595.
— Zusammenfassung und Vergleichung 648.
Xylaria, Pilz in Termitengärten 526.
Xyleborus (Coleoptera) 503.
Xylophaga (Coleoptera) 504.
Xyloterus (Coleoptera) 503.
Xylotropha (Lepidoptera) 503.
Xylotrupes (Coleoptera) 504.

Y.

Yoldia (Lamellibranchier) 336.

Z.

Zabrus (Coleoptera) 496.
Zähne, s. auch Kauwerkzeuge, Kaumagen, Greifwerkzeuge, Mundbewaffnung.
— Acarina, parasitische 477.
Zähne, Allgemeines 24.
— Cephalopoden 353—354.
— Coleoptera 553—555.
— Crustaceen 385, 391, 394, 399—402.
— Gastropoden (Pflanzenfresser) 272. 274, 275, 295—296.
— — (Fleischfresser) 279—280, 282—283, 285, 289.
— Hirudineen 218, 220.
— Infusorien 81, 82.
— Insekten 539, 553 556, 580.
— Myriapoden 482, 485, 486.
— Nematoden 178, 179, 180 bis 182.
— Orthoptera 553—555.
— Polychäten 206.
— Säugetiere 24.
— Schlangensterne 246.
— Seeigel 248, 249, 250—253.
— Seesterne 239.
— Zusammenfassung und Vergleichung 644—645, 651—652.
Zapfen, s. Kaumagen.
— Nematoden 184.
Zecke, s. Ixodes.
Zellafter, Infusorien 80, 97, 98.
— Sarcodinen 45.
Zellkern, als Sekretquelle, Insekten 602.
Zellmund, s. Cytostoma.
Zellschlund, s. Cytopharynx.
Zellulase, s. Cellulase.
Zellulose, s. Cellulose.
Zelluloseverdauung, s. Cellulase.
Zirkumfluenz, Sarcodinen 48, 54.
Zirkumvallation, Sarcodinen 48.
Zoantharia (Cölenteraten) 137.
Zoochlorellen.
— Allgemeines 22.
— Cölenteraten 113, 114.
— Infusorien 46, 80.
— Sarcodinen 46, 47.
— Stärkegehalt 151.
— Turbellarien 151.
Zooxanthellen.
— Allgemeines 22.
— Cölenteraten 113, 114, 139.
— Convoluta (Turbellarien) 151.
— Sarcodinen 46.
Zostera als Nahrung 384.
Zucker, s. meist die einzelnen Zuckerarten, Amylase, Invertase etc.
— Aufnahme vom Blut 41.
— Bienen, als Drohnenfutter 515, 156.

Zucker, Bienen, Nahrung der Königinlarve 516.
— — Nahrung der Drohnenlarven 516.
— — Kopf 515.
— — Nahrung der Arbeiterlarven 516.
— Gastropoden 327.
— — (Speichel) 286.
— Holothurien (absorbiert) 265.
— Lamellibranchier (Krystallstiel) 341.
Zuckerbildung, s. Amylase.
Zuckergast, s. Lepisma.
Zünsler, s. Pyralidae.
Zunge, s. auch Mundwerkzeuge.
— Cephalopoden 353 355, 359.
— Gastropoden (Pflanzenfresser) 272—275.
— — (Fleischfresser) 279—280, 282—283, 285, 289.
Zungenwürmer, s. Linguatuliden.
Zweckmäßigkeit der Organismen 2.
Zwischendarm, s. Kaumagen.
— Hymenoptera 566.
Zwischenwirt, Cestoden 171.
Zwitterdrüse, Gastropoden 325.
Zygobranchiata (Gastropoden) 279, 319.
Zymogen, s. auch Sekretion des verdauenden Saftes, Speicheldrüsen, Profermente.
— Acarina 481.
— Allgemeines 30, 34.
— Gastropoden 302.
— Infusorien 97.
— Nematoden 187.
— Sareodinen 69.
Zymogengranula, s. Zymogen.
Zymocyten, s. Fermentzellen.
Zytase, s. Cellulase.

Corrigenda.

Seite	lies	anstatt
60 Zeile 7 von unten	Aethalium	Aethelium.
148 Fußnote 5	Hämatin	Hematin.
176 oben	I. Die Nematoden	1. Die Nematoden.
226 Mitte (Überschrift)	Aseidien	Aseiden.

269 Ende von Abschnitt A. Es fehlt der Hinweis auf das Wassertrinken und das Wasserbedürfnis von Limax variegatus (Gewichtszunahme durch Wassertrinken um das $2^1/_2$—4-fache; Austrocknung). Siehe Künkel, K. Zool. Anz. Bd. 27 1904, S. 571.

Seite	lies	anstatt
278 Zeile 27 v. oben und Fußn. 2	Seillière	Sellière.
305 Zeile 6 v. oben	Brüel	Brühel.
390 unten	D. Die Nahrungsaufnahme	C. Die Nahrungsaufnahme.
396 oben	E. Der Vorderdarm	D. Der Vorderdarm.
402 Fußnote 1	inland	indand.
406 oben	F. Die Sekretion	E. Die Sekretion.
412 oben	G. Weitere Schicksale	F. Weitere Schicksale.
428 oben	H. Die Absorption	G. Die Absorption.
430 Zeile 4 von unten	[3])	[8])
433 unten	J. Der Enddarm	H. Der Enddarm.
499 Zeile 6 von unten	Deegener	Degener.
508 Fußnote 3	Pompilus	Pompilius.
532 Mitte	C. Die Physiologie des Vorderdarms	B. Die Physiologie des Vorderdarms.
542 Fußnote 5	Weismann	Weißmann,
544 Fußnote 3	,,	,,
595 Absehn. B. Zeile 7 v. oben und Fußnote 1	Seillière	Sellière.
656 Absehn. 1, Zeile 6 v. unten	Brüel	Brühel.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE